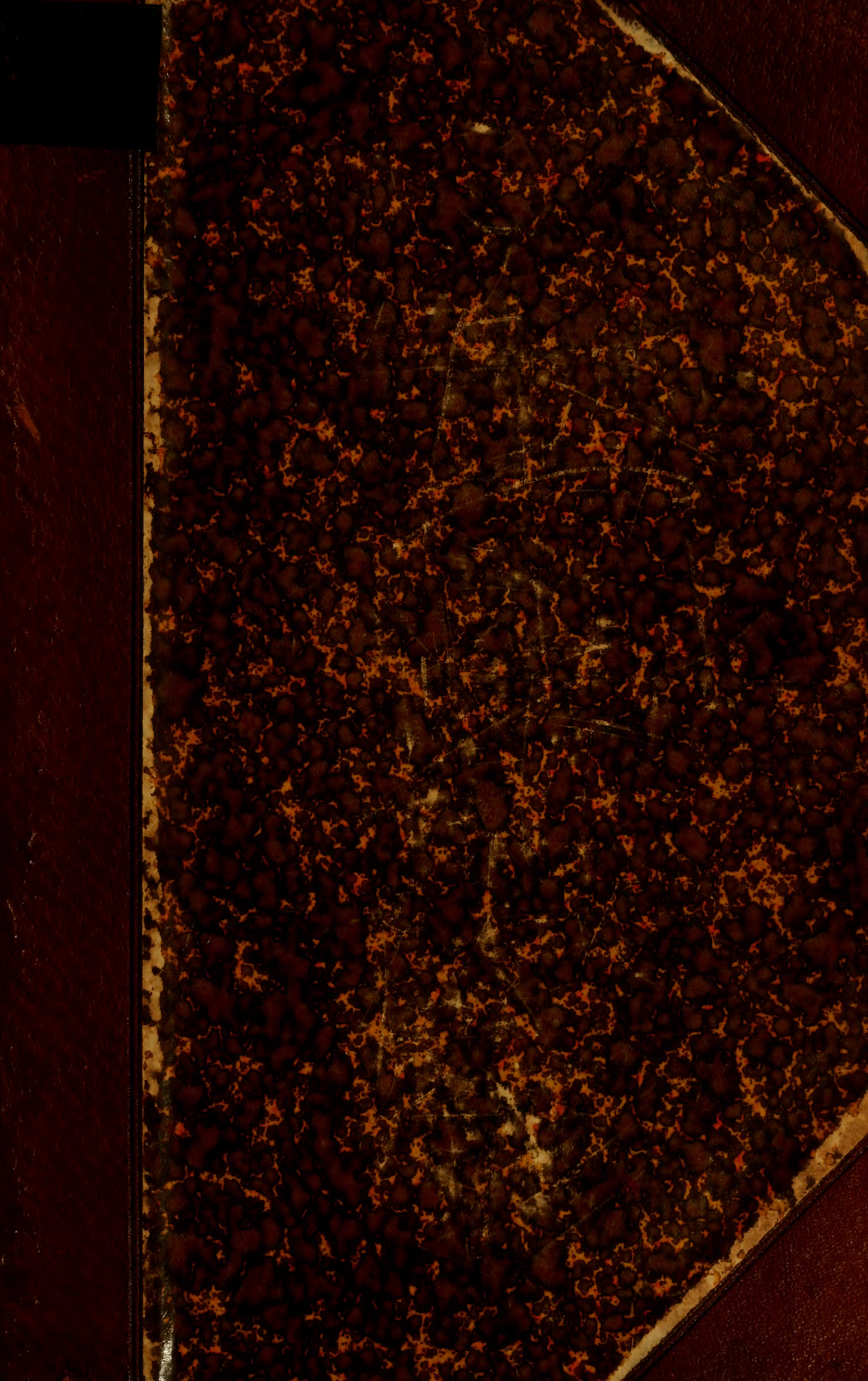
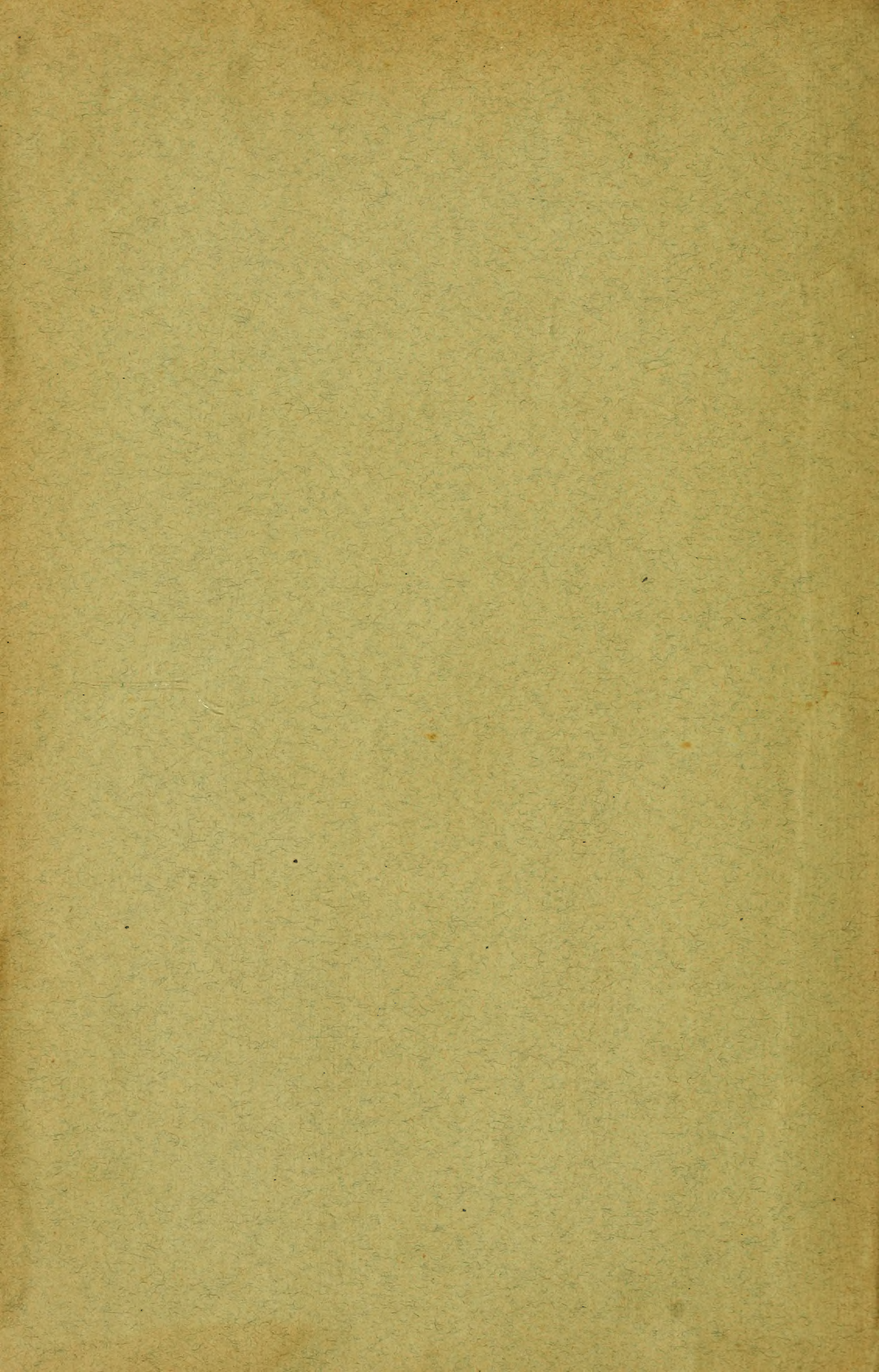
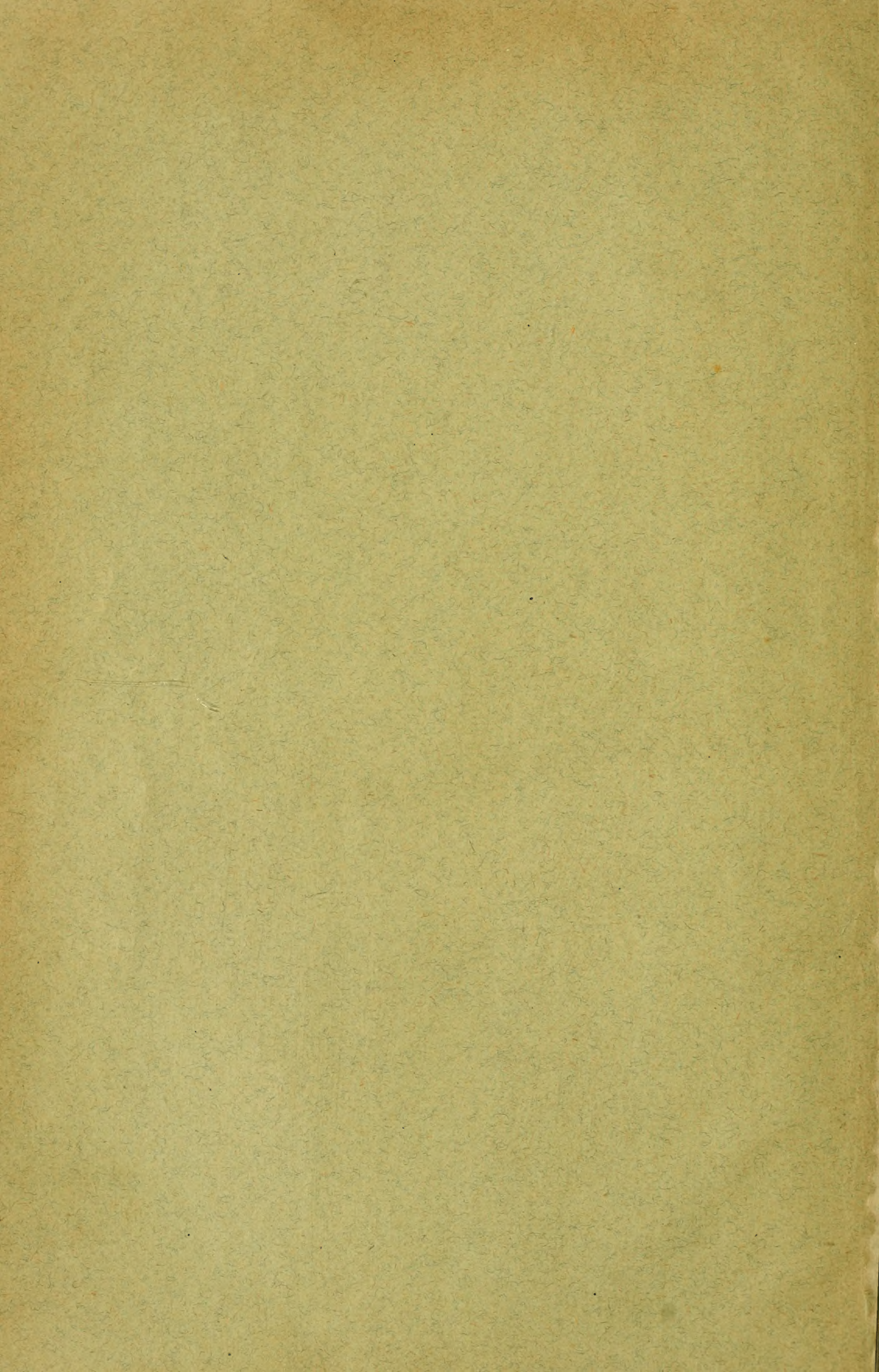
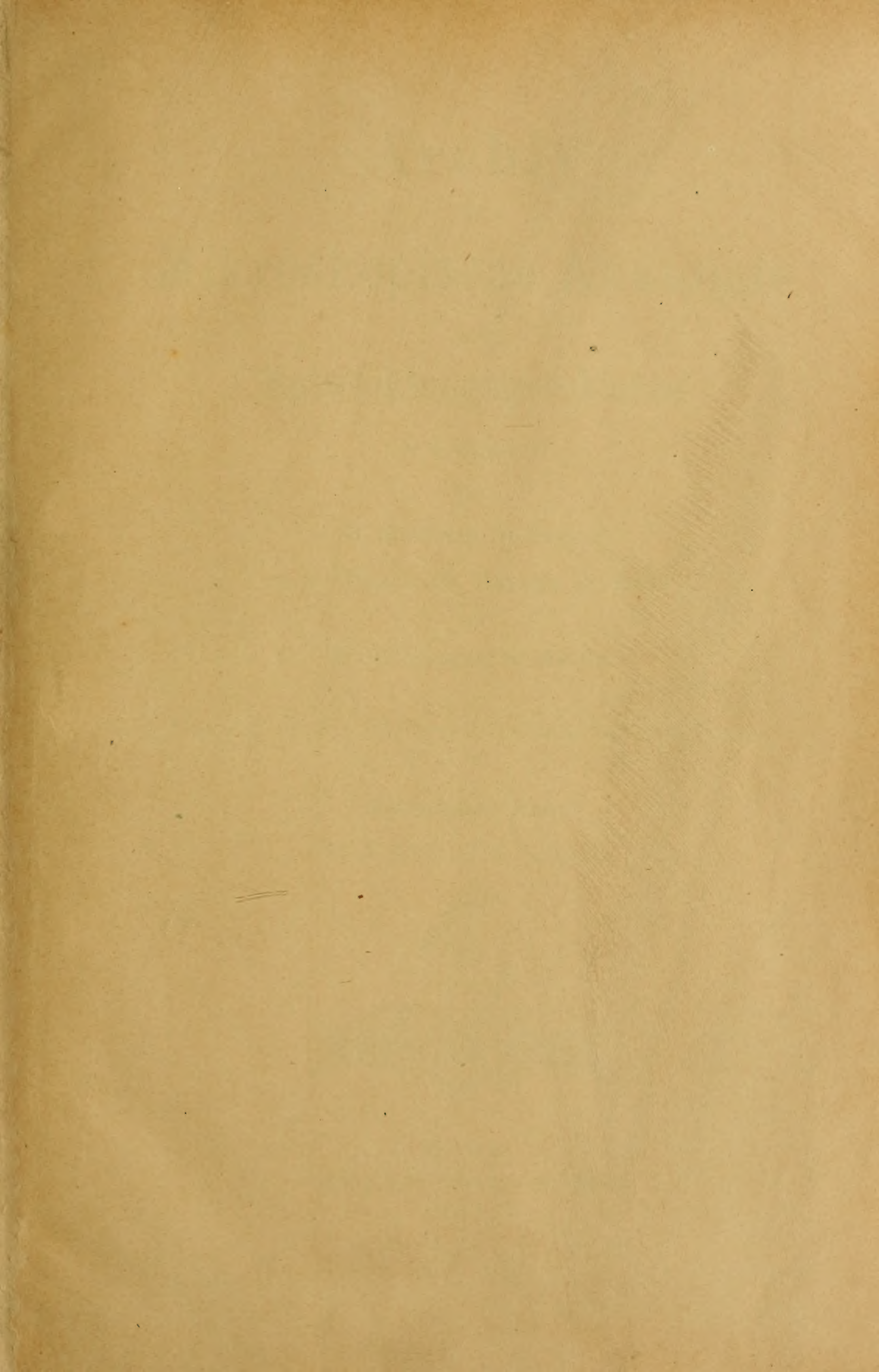
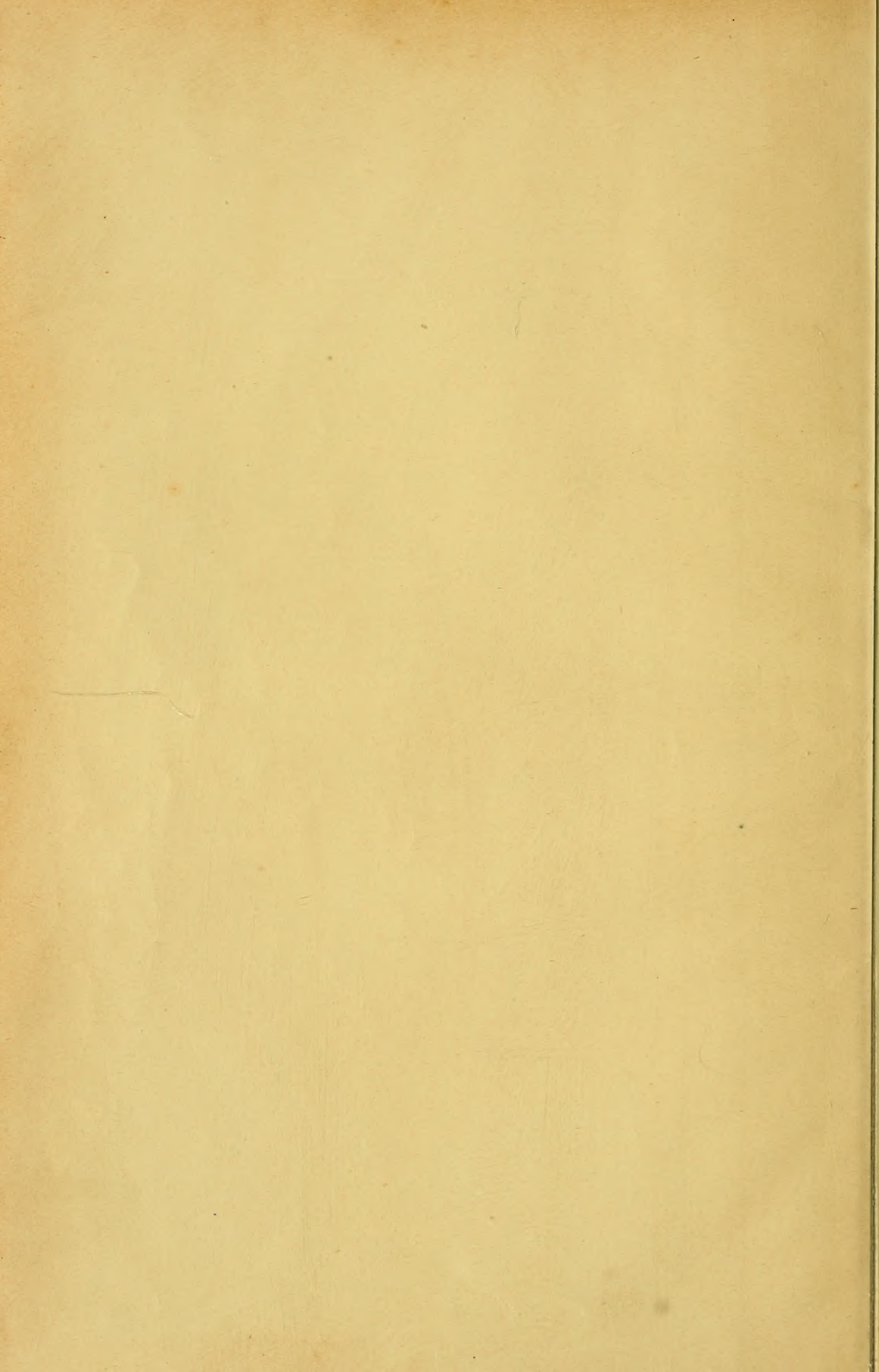












Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

und

Entwicklungsgeschichte

herausgegeben

von

O. Hertwig in Berlin

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Berlin

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie

Siebzigster Band

Mit 45 Tafeln und 80 Textfiguren



Bonn

Verlag von Friedrich Cohen

1907.

1448

Inhalt.

Seite

Die Spermatogenese von Blatta germanica. Von Dr. A. Wassilieff. (Aus dem Zoologischen Institut in München.) Hierzu Tafel I—III und 1 Textfigur 1

Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. Mit Anhang: Zu der Frage nach dem Spermatozoendimorphismus bei Paludina vivipara. Von Methodi Popoff. (Aus dem Zoologischen Institut in München.) Hierzu Tafel IV—VIII und 1 Textfigur 43

Über die Anlage der ultimobranchialen Körper bei den Vögeln. Von Hans Rabl. Hierzu Tafel IX—XI und 8 Textfiguren 130

Erwiderung auf „Berichtigendes" von Růžička. Von Dr. Emanuel Mencl (Prag) 170

Zur Behandlung von Celloidinserienschnitten. Von Prof. Dr. Jno Kubo, Fukuoka, Japan. Hierzu 1 Textfigur 173

Zur Lichtentwicklung in den Photosphärien der Euphausien. Von Dr. Emanuel Trojan, Assistenten am Zoologischen Institute der k. k. Deutschen Universität in Prag. (Aus dem Zoologischen Institute der k. k. Deutschen Universität in Prag.) Hierzu 2 Textfiguren 177

Zur Bildung der Zahnbeingrundsubstanz. Von Dr. Leo Fleischmann 190

Über die quergestreiften Zellen der Thymus. Von Richard Weissenberg. (Aus dem anatomisch-biologischen Institut der Universität Berlin.) Hierzu Tafel XII 193

Zur Kenntnis der Spermien der Cetaceen. Von E. Ballowitz in Münster i. W. Hierzu Tafel XIII 227

Über eigentümliche Zellen in der Gaumenschleimhaut des Schafes. Von Dr. W. Lobenhoffer, ehem. Assistent. (Aus dem anatomischen Institut der Universität Königsberg, Direktor Stieda.) Mit 1 Textfigur 238

Über die Stäbchenstrukturen der Niere. Von Dr. Kenji Takaki (Tokio). (Aus dem pathologisch-anatomischen Institute in Wien. Vorstand: Prof. Weichselbaum.) Hierzu Tafel XIV 245

Über die Entwicklung des sympathischen Nervensystems der Säugetiere. Von Prof. Dr. Alfred Kohn. (Aus dem histologischen Institute der deutschen Universität in Prag. Vorstand: Prof. Dr. Sigmund Mayer.) Hierzu Tafel XV—XVII und 3 Textfiguren 266

Zur Lehre über die Entwicklung von Paraphysis und Epiphysis bei den Schlangen. Von Dr. L. W. Ssobolew aus St. Petersburg. (Aus dem anatomisch-biologischen Institute der Universität Berlin.) Hierzu Tafel XVIII 318

Über Bau und Entwicklung der Spermien von Rana fusca. Von Prof. Dr. Ivar Broman, Lund. Hierzu Tafel XIX, XX und 4 Textfiguren 330

Histologische Untersuchungen über die Innervation der glatten und der ihr verwandten Muskulatur der Wirbeltiere und Mollusken. Von Prof. F. B. Hofmann. (Aus der physiologischen Abteilung der Zoologischen Station zu Neapel und der physiologischen Anstalt zu Innsbruck.) Hierzu Tafel XXI 361

Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.), nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Von Friedrich Meves in Kiel. Hierzu Tafel XXII—XXVI und 5 Textfiguren 414

Über ein junges menschliches Ei in situ. Von Dr. L. Frassi, Parma. (Aus dem anatomischen Institut und der gynäkologischen Klinik der Universität Freiburg i. Br.) Hierzu Tafel XXVII, XXVIII und 4 Textfiguren 492

Beschreibung eines menschlichen Embryos von 4:9 mm. Von N. W. Ingalls, M. D., Instructor in Anatomy, Western Reserve University, Cleveland, U. S. A. (Aus dem anatomischen Institut Freiburg i. Br.) Hierzu Tafel XXIX—XXXI und 28 Textfiguren 506

Die Entwicklung des Eies der Mäuse (Mus musculus var. alba und Mus rattus albus) von den ersten Furchungs-Phänomenen bis zur Festsetzung der Allantois an der Ectoplacentarplatte. Von Dr. Konst. Melissinos, Privatdocent der Anatomie und Histologie und Prosektor an dem path.-anat. Institut in Athen. Hierzu Tafel XXXII—XXXIV und 7 Textfiguren 577

Ein Beitrag zur Morphologie des Schweineblutes. Von Dr. Karl Gütig. (Aus dem k. k. tierärztlichen Institut der deutschen Universität in Prag.) Hierzu Tafel XXXV, XXXVI und 4 Textfiguren . . 629

Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues des Gehörorgans mit besonderer Berücksichtigung der Haussäugetiere. Von Priv.-Doz. Dr. Walther Kolmer. (Aus dem Institut für Anatomie und Physiologie der Haustiere der Hochschule für Bodenkultur in Wien.) Hierzu Tafel XXXVII—XL 695

Die Entwicklung des Mesoderms bei der Ente, dem Kiebitz und der Möve. Von Dr. Paul Röthig, Berlin. Hierzu Tafel XLI—XLIII 768

Einige Daten der Anatomie des Frosch- und Schildkrötenherzens. Von Prof. J. Dogiel in Kasan. Hierzu Tafel XLIV, XLV und 11 Textfiguren 780

Aus dem Zoolog. Institut in München.

Die Spermatogenese von Blatta germanica.

Von

Dr. A. Wassilieff.

Hierzu Tafel I—III und 1 Textfiguren.

Die Untersuchung der Spermatogenese bei den Insekten hat in der letzten Zeit ein besonderes Interesse gewonnen. Abgesehen von der viel erörterten Frage der Chromatinreduktion, gibt die Spermatogenese der Insekten, im besonderen bei den Hemipteren und Orthopteren, ein reiches Material für die Untersuchung vieler anderer Fragen der Cytologie, wie z. B. die Mitochondrienfrage und besonders die über das, in der letzten Zeit so modern gewordene, „accessorische Chromosom". Auch das Centrosom zeigt seine Besonderheiten, indem es bei den Insekten in aberranten Formen auftritt. Ein sehr günstiges Objekt für alle genannten Fragen ist die Spermatogenese bei Blatta germanica, wie die weitere Beschreibung zeigen wird.

Ich will hier nur kurz diejenigen Autoren erwähnen, die sich schon früher mit der Spermatogenese bei Blatta beschäftigt haben; ausführliche Erörterungen werde ich bei der Besprechung meiner eigenen Resultate einflechten.

Schon im Jahre 1886 hat von la Valette St. George in einem seiner „Spermatologischen Beiträge" die Bildung der Spermatozoen bei diesem Insekt beschrieben. Die ziemlich veraltete Arbeit von la Valette St. George ist ausschliesslich nach Total-Präparaten (in Dalia-Jodserum) ohne Beihilfe von Schnitten gemacht; es versteht sich von selbst, dass bei solcher Untersuchungsmethode vieles dem Beobachter entgangen ist, vieles nicht richtig verstanden wurde.

Im Jahre 1897 kommt Erlanger in seinem Referat „Spermatogenetische Fragen" mit einigen Worten auch auf die Spermatocyten I. Ordnung bei Blatta germanica zu sprechen. Endlich, in allerletzter Zeit (1905) hat Stevens die Spermatogenese bei Blatta berührt (dieser Autor nennt die Schaben Blattella germanica!).

In dieser Arbeit ist die Spermatogenese mehrerer Tiere beschrieben (Blattella, Tenebrio, Stenopelmatus u. a.), aber die grösste Aufmerksamkeit ist auf das „accessorische Chromosom“ gerichtet. Diese Arbeit bin ich genötigt im Laufe dieser Abhandlung viele Male zu berühren, ich will hier nur erwähnen, dass dieselbe einen unsauberen und unexakten Charakter trägt; die Zeichnungen sind fast schematisch.

Methoden.

Die Geschlechtsdrüsen funktionieren während des ganzen Jahres, sodass man immer alle Stadien der Entwicklung der Geschlechtsprodukte haben kann. Die Hoden wurden für die vorliegende Arbeit mit Sublimat, Sublimat-Essigsäure, Flemmingscher Lösung und Hermannscher Lösung fixiert. Alle diese Fixierungsflüssigkeiten haben gute Resultate gegeben. Ausserdem wurden noch viele andere Reagentien ausprobiert, wie von Carnoy, vom Rath, Rabl empfohlene Flüssigkeiten, aber sie taugten für dieses Objekt gar nicht. Was die Färbung anbetrifft, so muss man hier mehrere Methoden kombinieren. Nach Sublimat färbt Eisenhämatoxylin vorzüglich die Centrosomen und sie wurden daher grösstenteils auf solchen Präparaten studiert. Dasselbe Eisenhämatoxylin färbt nach Flemmingscher Fixierung vorzüglich die Mitochondrien. Endlich ist Magenta-Indigokarmin mit Pikrinsäure (nach Ramon y Cajalscher Methode) sehr geeignet für das Studium der Chromosomen. Diese letzte Farbe färbt auch die Centrosomen gut, die Mitochondrien aber bleiben ganz ungefärbt. Die Dicke der Schnitte betrug 3—5 μ.

Ich möchte nicht versäumen, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. R. Hertwig, in dessen Institut die Arbeit zum Abschluss gebracht wurde, für sein stetes freundliches Interesse meinen besten Dank auszusprechen.

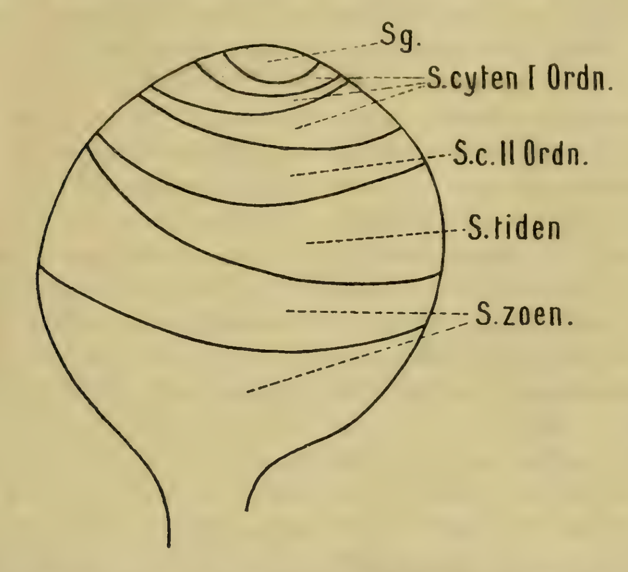
1. Die Spermatogonien und ihre Teilung.

Die Geschlechtsdrüsen von Blatta germanica sind paarig und jede von ihnen besteht aus vier Bläschen, welche in einen gemeinsamen Ausführungsgang ausmünden.

Da diese Drüsen ganz richtig durch von la Valette St. George (1886) abgebildet worden sind, beschränke ich mich, in der Textfigur A einen schematischen Schnitt eines dieser

Bläschen zu geben, um die Anordnung der Geschlechtszellen zu zeigen.

Auf dieser Figur kann man sehen, dass das Bläschen in einige Zonen geteilt ist. In den äussersten Zonen sind die Spermatogonien enthalten (Sg.). Die folgenden nächstliegenden enthalten verschiedene Spermatocyten (Sc.), und die Zonen endlich, die dem Ausführungsgang am nächsten liegen, enthalten Spermatozoen in verschiedenen Stadien der Entwicklung.



Ich gehe jetzt zur ausführlichen Beschreibung der Spermatogonien über.

Die jüngsten Spermatogonien liegen in rosettenförmigen Gruppen, wie das auch Henking (1891) bei Pyrrochoris abbildet, in der äussersten Zone des Bläschens. Die Zellen, die eine solche Gruppe bilden, sind gewöhnlich auf demselben Stadium der Entwicklung. Sie alle haben einen sehr grossen Kern, der mit einer verhältnismässig geringen Quantität von Protoplasma umgeben ist. In dem Kern bemerkt man ein sehr feines, schlecht färbbares Lininnetz, in dessen Knoten besser sich färbende Chromatinkörner liegen.

Sehr interessant ist der Bau des Nucleolus. Er besteht aus zwei Teilen: der eine Teil ist dunkler (wahrscheinlich chromatisch) und kugelförmig, und der andere heller und halb-

kugelförmig. Diese zwei Teile sind durch einen dunklen Strang verbunden, welcher von dem halbkugelförmigen Teil ausgeht und in dem kugelförmigen Teil mit einer kleinen Verdickung endet. Diese Verhältnisse sind sehr gut auf den Abbildungen 1, 6, 12 und teilweise auf Fig. 2 bemerkbar.

Aus der Fig. 2 sehen wir, dass im Kern ausser dem doppelten Nucleolus noch zwei halbkugelförmige Teile liegen. Wahrscheinlich haben sich diese zwei halbkugelförmigen Teile von dem kugelförmigen getrennt, welcher sie, wie es scheint, wieder bilden kann. Dieser Prozess ist meiner Ansicht nach, auf Fig. 1 ausgedrückt. Hier ist der kugelförmige Teil noch mit dem halbkugelförmigen verbunden und zu derselben Zeit hat der erstere einen neuen halbkugelförmigen Teil gebildet, welcher sich noch nicht differenziert und daher ein kompaktes Aussehen hat.

Was mit diesen Hemisphären geschieht, ist mir nicht gelungen mit Sicherheit auszumachen; ich denke aber, dass sie, indem sie in ganz kleine Teile zerfallen, aus dem Kern ins Protoplasma ausgeschieden werden. Mit Sicherheit kann man sagen, dass, zur Zeit der Chromosomenbildung, der Nucleolus seine Zusammensetzung aus zwei Teilen verliert und kompakt, wie auf auf Fig. 8, wird.

Meines Wissens ist ein solcher aus zwei Teilen bestehender Nucleolus, dessen zwei Teile mit einem Strang verbunden sind, noch niemals bei Spermatogonien beschrieben worden. Doch muss ich erwähnen, dass nach Henking (1891) in den Spermatogonien sich derselbe (d. h. Nucleolus) in zwei Kugeln geteilt habe (l. c. S. 687). Ausserdem beschreiben P. und M. Bouin (1899) etwas Ähnliches bei Lithobius fort. Diese Autoren bilden den Nucleolus in der Form einer Sphäre mit einem oder zwei kleinen Pünktchen in seinem Innern ab; in diesem Fall erinnert der Nucleolus von Lithobius an die abgefallene Hemisphäre von Blatta, wie es auf der Fig. 2 abgebildet ist.

Was nun die Teilung der Spermatogonien betrifft, so muss ich gestehen, dass es mir mit Sicherheit nur bei zwei Generationen der Spermatogonien gelungen ist, alle Stadien zu verfolgen. Die Chromosomenbildung kommt hierbei folgendermassen zustande: Die ganz jungen Spermatogonien haben ein sehr feines Lininnetzwerk, in dessen Knotenpunkten die Chromatinkörner eingestreut sind. Allmählich sammelt sich das Chromatin an mehreren

Konzentrationspunkten, die eine mehr oder weniger viereckige Gestalt annehmen (Fig. 7). Durch langsame Streckung und Verdichtung bilden sich diese Chromatinanhäufungen zu den Chromosomen um (Fig. 8). Die beiden folgenden Bilder (Fig. 9 und 10) stellen die Äquatorialplatte und die Spindel dar. Die Zahl der Chromosomen beträgt 23. Ihre Grösse ist ungefähr die gleiche. scheinbare Unterschiede sind durch ihre verschiedene Stellung bedingt. Während der Chromosomenbildung ist der Nucleolus als ein kompakter Körper sichtbar um bei der Spindelbildung spurlos zu verschwinden. Nach der Teilung besitzen die Spermatogonien eine geringere Grösse, das Chromatin ist dichter angeordnet als bei den Spermatogonien der vorangegangenen Generation. Der Nucleolus ist sphärisch und noch einfach gebaut (Fig. 11). Hier ordnet sich das Chromatin bald wieder in solchen Anhäufungen an, wie bei der vorigen Teilung, der Nucleolus erscheint in doppelter Form. Durch Kondensation der Chromatinklumpen bilden sich wie vorher die Chromosomen, der Nucleolus ist dazwischen nur schwer zu unterscheiden (Fig. 12 und 13). Es kommt wieder wie vorher zur Spindelbildung (Fig. 14 und 15). Vergleichen wir die entsprechenden Teilungsstadien der beiden Spermatogonienteilungen (Fig. 9 und 10 bezw. 14 und 15), so ergibt sich, dass die zweiten Spermatogonien bedeutend kleiner sind als die ersten, dass ferner die Chromosomen viel dichter zusammengedrängt sind. Des weiteren konnte ich bei der ersten Spindelbildung kein Centrosom finden, nur eine polare Verklebung der Spindelfasern, bei der zweiten dagegen ist ein klares, punktförmiges Centrosom sichtbar. Wie die erste, so geht auch die zweite Spermatogonienteilung in grösseren Zellkomplexen gleichzeitig vor sich. Als Resultat der zweiten Spermatogonienteilung erscheinen die Spermatocyten I. Ordnung.

Ausser diesen beiden verschiedenen Spindelbildungen finde ich vereinzelt noch eine dritte Spindelart von tonnenförmigem Aussehen, ohne Centrosomen und mit einem nucleolusartigen Gebilde in der Nähe eines Pols (Fig. 4, Fig. 3 Schrägschnitt). Ihrer Grösse nach ähneln diese Zellen den ersten Spermatogonien. Ob diese Teilung eine dritte Spermatogonienteilung ist, oder nur eine verfrühte oder verspätete erste Teilung, kann ich nicht entscheiden.

Da ich bis jetzt nichts vom Protoplasma erwähnt habe, so

will ich einiges darüber nachtragen. Das Hauptinteresse ziehen die kleinen sich dunkel mit Eisen-Hämatoxylin färbenden Körnchen auf sich, die hauptsächlich an der Kernoberfläche liegen. Manchmal sammeln sie sich an einer bestimmten Stelle des Kerns, bilden einen dichten Haufen und werden dann noch mehr bemerkbar, wie es aus den Fig. 1, 2, 6 zu ersehen ist. Diese Bilder bekommt man bei der Eisen-Hämatoxylin-Färbung nach der Fixierung mit Flemmingscher Lösung. Die anderen Farben wie z. B. Magenta, Safranin u. a. färben diese Körnchen nicht und darum sind sie auf Fig. 7, 8, 9, 10, die nach Magenta-Präparaten gezeichnet sind, nicht zu unterscheiden.

Was die Natur dieser Körnchen betrifft, so sind sie wahrscheinlich nichts anderes als Mitochondrien und entsprechen dem, was von la Valette St. George unter dem Namen „Cytomikrosomen" verstanden hat.

Ehe ich zur Beschreibung der Spermatocyten I. Ordnung übergehe, habe ich noch zu erwähnen, dass die früheren Untersucher der Spermatogenese von Blatta fast gar keine Berichte über die Spermatogonien gegeben haben.

So stellen alle Zeichnungen von von la Valette St. George die Spermatocyten I. und II. Ordnung oder Spermatiden dar und nur Fig. 33 (l. c. Taf. I) bildet, meiner Meinung nach, die Kerne der Spermatogonien und zwar mit dem doppelten Nucleolus ab, obwohl von la Valette St. George selbst sie „sehr grosse Kerne an der Innenfläche der Tunica propria" nennt. Stevens gibt drei Zeichnungen, von denen eine die Äquatorialplatte darstellt, die zwei anderen geben gar keinen Begriff von den Spermatogonien, ausserdem ist der Nucleolus falsch abgebildet.

2. Spermatocyten I. Ordnung.

A. Wachstumsperiode.

Als Resultat der Teilung der letzten Spermatogoniengeneration erscheinen die jungen Spermatocyten I. Ordnung. Das Chromatin des Kerns in den jungen Spermatocyten nimmt fast den ganzen Raum des Kerns ein und stellt eine grobkörnige, stark sich färbende Masse dar (Fig. 16).

Weiterhin beginnt diese Chromatinmasse sich aufzulockern und wir erhalten ähnliche Bilder wie bei den Spermatogonien (Fig. 17). Auch die nächsten Stadien haben viel Ähnlichkeit mit

den analogen der Spermatogonien: das Chromatin ordnet sich wieder zu Klumpen an, die hier aber kompakter und stärker färbbar sind als in den Spermatogonien (Fig. 18). Bei oberflächlicher Betrachtung gewinnt man den Eindruck von Tetraden, was jedoch selbstverständlich auf Täuschung beruht, hervorgerufen durch die polygonale Form der Chromatinklumpen. Was die Zahl der Chromatinklumpen anbetrifft, so kann ich sie nicht genau angeben, aber auf jeden Fall ist ihre Zahl mehr als zwölf.

Bald aber beginnt das Verschwinden dieser „tetradenartigen" Gebilde, und dabei bleiben sie nicht so dunkel, ihre scharfen Konturen verschwinden; sehr kleine Teile trennen sich von ihnen ab und verbreiten sich im Kern. Es entsteht das, was man Verstäubung des Chromatins im Kern nennen kann (Fig. 19, 20); zusammen mit diesem Abblassen der Chromatinmassen tritt im Kern der doppelte Nucleolus, wie er früher in den Spermatogonien beschrieben war, auf. Es ist schwer zu sagen, ob der Nucleolus schon während des Vorhandenseins der „tetradenähnlichen" Gebilde da war, oder ob er nur später entstanden ist; in allen Fällen bemerkt man im Anfang der Verstäubung sehr oft, dass im Kern ausser dem doppelten Nucleolus auch ein halbkugelförmiger Teil desselben liegt, ganz ähnlich wie es oben für die Spermatogonien beschrieben war. Fig. 21, 22 stellen die weiteren Stadien dieser Verstäubung dar. Auf der Fig. 21 enthält das Chromatin noch einzelne sich stärker färbende Körner, auf der Fig. 22 aber hat das Chromatin die Fähigkeit, Farbe aufzunehmen, verloren und lässt keine Struktur unterscheiden. Die Nucleoli (Fig. 21) haben den ihnen angelagerten kugelförmigen Teil fast verloren.

Ferner fängt aus dem im Kern verstäubten Chromatin die Bildung des Chromatinfadens an. Fig. 23 gibt ein solches Bild des Chromatins, wo man noch nicht mit Sicherheit sagen kann, ob es Körner sind oder der Faden schon gebildet ist. Was die Nucleoli anbetrifft, so sind hier schon zwei vorhanden — der eine dunkler und grösser, der andere heller und kleiner. Ich vermute, dass der letztere der kugelförmige Teil des vorhergehenden Stadiums ist, und der erstere (der grössere) den verdickten und abgerundeten halbkugelförmigen Teil darstellt.

Da das chromatische Retikulum nicht ganz dicht an der Kernmembran anliegt, so scheint hier eine Kondensation des Chromatins stattgefunden zu haben. Ich kann dieses Stadium

gleichwohl nicht als Synapsis bezeichnen, da es der Definition Moors nicht entspricht. Das weitere Stadium, wo das Chromatin einen dichten Knäuel bildet, ist auf Fig. 24 dargestellt. Die Nucleoli bleiben in derselben Lage. Hier will ich die Beschreibung des Kerns unterbrechen, um einige Worte über das Plasma zu sagen.

Zur Fig. 18 zurückgekehrt, beobachten wir um den Kern herum dieselben dunklen Körnchen, wie wir sie bei den Spermatogonien gesehen haben. Diese Mitochondrialkörper nehmen an Zahl zu, versammeln sich an einer Stelle und bilden eine sich stark färbende Masse (Fig. 13). Auf der Fig. 20 sieht man sie nicht, weil das Präparat mit Magenta gefärbt ist. Aus den nun folgenden Fig. 21, 22, 24 ersieht man, dass diese Mitochondrialanhäufung sich vergrössert; die Körner stellen eine sich mit Eisen-Hämatoxylin stark färbende gedrängte Masse dar. Es ist anzunehmen, dass unter diesem eben beschriebenen Zustand das Gebilde zu verstehen ist, welches von la Valette St. George als dem Kern anliegende Kappe von Cytomikrosomen bezeichnet.

Wenn wir nun die Umwandlungen im Spermatocyten weiter verfolgen, so fällt uns vor allem der Anteil, welchen die Nucleoli an ihrer Bildung nehmen, auf.

Während bisher die beiden Nucleoli augenscheinlich ruhig blieben, beginnen sie jetzt ihre Tätigkeit, und zwar der kleinere von den auf den Fig. 25, 26, 27 abgebildeten Nucleoli zuerst. Auf Fig. 25 und 26 sieht man, dass von diesem kleineren Nucleolus aus sich ein dunkler Strang nach der Mitochondrialanhäufung zieht; man gewinnt den Eindruck, als ob Teile des Nucleolus in das Protoplasma überwandern.

Das Chromatin, das während dieser Stadien in fadenförmiger Gestalt auftritt, nimmt keinen ersichtlichen Anteil an diesem Vorgang. Auch der grössere Nucleolus bleibt zunächst noch untätig und erscheint in Fig. 26 etwas vakuolisiert. Bald aber beteiligt er sich ebenfalls an dem Prozess der Ausscheidung. Während der kleinere Nucleolus nach und nach aufgebraucht wird, und indem er sich der Mitochondrialanhäufung nähert, allmählich verschwindet, sendet der grössere Nucleolus seinerseits einen Ausscheidungsfaden nach den Mitochondrien aus. Auf Fig. 27 sind diese Verhältnisse dargestellt.

Fig. 28 und 29 zeigen, wie energisch der Abtrennungsprozess von dem grösseren Nucleolus aus vor sich geht. Die Chromatinfäden beginnen lockerer zu werden und ausserdem bemerkt man, dass ihre Enden sich nach einer bestimmten Richtung einstellen. und zwar ist dies die Richtung, wo die Mitochondrialanhäufung liegt. Diesen Vorgang kann man für eine Vorbereitung zu dem Bucket-Stadium halten.

Die Mitochondrialanhäufung scheint auf Fig. 29 ein vergrössertes Volumen zu haben und ausserdem bemerkt man Fädchenbildung darin.

Die Beendigung des Abströmungsprozesses vom Nucleolus aus fällt mit dem Stadium der Chromatinanordnung zusammen, das man gewöhnlich als Bucket-Stadium zu bezeichnen pflegt, wie Fig. 31 zeigt. Hierauf sieht man, wie dicke Chromatinschleifen mit ihren Enden nach der Mitochondrialanhäufung gerichtet sind, der Nucleolus hat sich vergrössert und runde Gestalt angenommen; man sieht, wie in Form von grossen Tropfen die abströmende Masse von ihm nach der Mitochondrialanhäufung sich hinzieht.

Hierbei ist zu erwähnen, dass man bei einem günstigen Querschnitt durch den Kern während des Bucket-Stadiums des Chromatins leicht 22 Querschnitte durch die Chromatinfäden unterscheiden kann, entsprechend den 11 Chromatinschleifen.

Bevor ich zur Beschreibung der ersten Reifeteilung und der Vorbereitung dazu übergehe, ist es nötig, etwas über das Centrosoma zu sagen.

Wie ich schon oben erwähnt habe, geht die letzte Teilung der Spermatogonien unter Anteilnahme des punktförmigen Centrosomas vor sich (Fig. 15).

In den jungen Spermatocyten I. Ordnung sieht man bei verschiedenen Färbungen zwei winzige, scharf umgrenzte gut färbbare Körnchen in Plasma liegen (Fig. 16). Später findet sich nur noch ein einziges etwas grösseres solches Körnchen. Ich denke mir die zwei Körnchen als die Centrosomen und glaube, dass das eine grössere in den älteren Zellen durch Verschmelzung beider zustande gekommen ist.

In den älteren Stadien der Spermatocyten, so auf Fig. 27, 28, 29, ist es nicht mehr zu bemerken. Das liegt daran, dass es von der inzwischen vergrösserten Mitochondrialanhäufung verdeckt wird; es hat jetzt aber auch eine andere Gestalt angenommen

und erscheint in Zweizahl. Dies kann man an der Hand von Bildern nachweisen, die man nach Sublimatfixierung durch Eisenhämatoxylinfärbung erhält. Nach der Sublimatfixierung nämlich färben sich die Mitochondrien nicht, das Centrosoma dagegen wohl, und solch ein Bild ergibt, wie Fig. 30 zeigt, dass das Centrosom jetzt eine andere Form aufweist, und zwar hat es V-förmige Gestalt angenommen.

Wie ich schon in meiner vorläufigen Mitteilung (1902) erwähnt habe, kann die gegenseitige Lage der Centrosomen verschieden sein und zwar können die Öffnungen nach verschiedenen Richtungen oder nach ein und derselben gelegen sein, wie Fig. 30 und 37 zeigen.

Auf diese Centrosomen werde ich später zurückkommen; jetzt will ich die Aufmerksamkeit auf eine kompaktere und dunklere Masse lenken, die man im Plasma auf Fig. 30 und 31 bemerkt. Der Körper erinnert an das Idiosom, da ich aber nie ein Centrosom darin bemerkt habe, so halte ich es nicht dafür, sondern nehme an, dass es ein Spindelrestkörper ist. Die schwarzen Körperchen, die man auf Fig. 31 darin sieht, sind entschieden keine Centrosomen, da auf diesem Stadium der Entwicklung das Centrosoma V-förmige Gestalt aufweist.

B. Tetradenbildung und erste Reifungsteilung.

Alle Umwandlungen des Chromatins, die zur ersten Reifeteilung führen, verlaufen verhältnismässig einfach und bieten wenig neues dar. Die Enden der Chromatinschleifen nach dem Bucket-Stadium gehen auseinander und die so gebildeten Chromatinabschnitte kreuzen sich in allen Richtungen (Fig. 32—37). Jeder von diesen Abschnitten ist längsgespaltet. Ausserdem besteht jeder dieser längsgespalteten Abschnitte eigentlich aus zwei Hälften, die durch eine fast unsichtbare achromatische Substanz verbunden sind (Fig. 37).

Jetzt unterbreche ich die Beschreibung der Chromatinveränderungen, um die Schilderung der Differenzierung des Nucleolus nachzuholen.

Wir sind oben bei der Beschreibung des Nucleolus während des Bucket-Stadiums stehen geblieben, wo die Abströmung aus dem Nucleolus in Form von grossen Tropfen nach der Richtung der Mitochondrien zu stattfindet; damit ist dieser Prozess beendigt.

In der Folge nimmt der Nucleolus wieder eine merkwürdige Doppelgestalt an, wie auf Fig. 32 dargestellt ist. Man ersieht daraus, wie mit dem kugelförmigen Teil des Nucleolus durch einen dünnen Strang ein stark färbbarer birnenförmiger Körper verbunden ist; dieser ist, meiner Meinung nach, nichts anderes als der letzte nicht völlig ins Plasma abgegebene Tropfen von dem Abströmungsprozess her. Im weiteren verkürzt sich dieser dünne Verbindungsstrang und der birnenförmige Teil nimmt eine rundliche Gestalt an. Der kugelförmige Teil rückt näher zur Kernmembran und an der Seite seiner Peripherie, wo er an der Kernmembran anliegt, zeigt sich eine dünne, stark lichtbrechende Wand, die ich auf den Zeichnungen 33, 34 und 35 als dunkele Kontur wiedergegeben habe. Ich halte das für den Querschnitt einer Scheibe, die sich aus dem kugelförmigen Teil des Nucleolus der Kernmembran entlang bildet und sich allmählich verdünnt. Später wird sie wahrscheinlich resorbiert, da man sie auf den folgenden Bildern nicht mehr unterscheiden kann. Hierbei ist zu erwähnen, dass die Teile sich bei der Färbung verschieden verhalten und zwar färbt sich der kugelförmige Teil schwach, der birnenförmige dagegen stark; man kann daraus schliessen, dass der kugelförmige Teil nucleolare Substanz darstellt, der birnenförmige aber chromatische Substanz.

Der achromatische, ursprünglich kugelförmige Teil hat sich also teilweise in eine Scheibe ausgezogen, die später verschwindet. Der Rest dieses achromatischen Teiles rundet sich ab und bildet mit dem gleichfalls abgerundeten chromatischen Teil einen Doppelkörper, welcher zwischen den sich bildenden Chromosomen liegt (Fig. 36, 37, 39, 40). Aber bald verschmilzt der Doppelkörper zu einem einzigen, sich wie die Chromosomen färbenden Körper, der auf weiteren Stadien von diesen nicht mehr zu unterscheiden ist. Nachdem wir so die Entwicklung des Nucleolus verfolgt haben, wenden wir uns wieder zur Tetradenbildung.

Wir sind bei der Beschreibung von Fig. 37 stehen geblieben, wo der längsgespaltene Teil schon in zwei durch eine dünne achromatische Brücke verbundene Abschnitte gegliedert ist. Durch allmähliche Verkürzung und Annäherung der beiden Enden kann eine Ringbildung entstehen; wenn die Enden sich weniger einander nähern, entsteht eine V-förmige Figur, wie aus Zeichnung 38 zu ersehen ist, wo ausser den vier ringförmigen eine V-förmige Bildung

dargestellt ist. Der Längsspalt verschwindet bald und durch weitere Kondensation nehmen die Chromosomen die Gestalt von Ringen mit ganz kleiner Öffnung an, oder wo vorher die V-förmige Bildung war, zeigen sie sich als zwei dicht nebeneinander liegende Kugeln.

Die Form der Chromosomen lässt eigentlich auf Dyaden schliessen, doch ihre Bildungsweise lässt keinen Zweifel aufkommen, dass wir es hier mit Tetraden zu tun haben. Auf Fig. 39 und 40 sind Spermatocyten I. Ordnung zur Zeit der sich bildenden Chromosomen dargestellt.

Ausserdem sind auf Fig. 40 noch die beiden V-förmigen Centrosomen abgebildet, die auf zwei entgegengesetzten Seiten des Kernes liegen und zwischen denen später die erste Reifungsspindel gebildet wird.

Bei Eisen-Hämatoxylin-Färbungen (nach Flemmingscher Fixierung) desselben Stadiums sieht man sehr gut die Mitochondrien (Fig. 41), die um den Kern herum liegen und schon deutlich Fadenformen aufweisen.

Nach dem Verschwinden der Kernmembran liegen die Chromosomen auf der Äquatorialplatte und können ganz leicht gezählt werden, ihre Zahl beträgt zwölf. Dabei stellen sich die Verhältnisse in folgender Weise dar: nur elf Chromosomen liegen in einer Ebene, das zwölfte, gewöhnlich als „accessorisches" bezeichnete, liegt in einer anderen Ebene. Auf Fig. 44 ist das „accessorische Chromosom" nur konturiert dargestellt. Noch besser ist die Lage des accessorischen Chromosoms aus Fig. 42 und 43 ersichtlich, wo es einem Pole der Spindel genähert liegt. Wenn wir nun in Erinnerung bringen, dass das Resultat der verschiedenen Umwandlungen des Nucleolus ein kompakter, von den Chromosomen nicht unterscheidbarer Körper war und ausserdem daran denken, dass elf Chromatinschleifen vorhanden waren, von denen sich nur elf Chromosomen bilden konnten, so ist es klar, dass das „accessorische Chromosom" nichts anderes als den ehemaligen Nucleolus darstellt.

Gewöhnlich liegt das accessorische Chromosom, wie schon oben erwähnt und wie auch andere Autoren angeben, einem Pole genähert und geht später ungeteilt in eine Tochterzelle über. Dies zeigen, wie schon gesagt, die Fig. 42 und 43; auf Fig. 43 sieht man ausserdem, wie die Mitochondrien eine dichte Hülle

um die Spindel bilden. Sie sind jetzt in lange Fäden zusammengeflossen; das „accessorische Chromosom“ liegt zwischen ihnen. Auf Fig. 35 unterscheidet man die Centrosomen sehr gut, das eine am oberen Pol ist an der Knickung schon getrennt und bildet so zwei stäbchenförmige Teile, ich werde darauf später zurückkommen.

Nachdem ich so die Bildung der ersten Reifungsspindel beschrieben habe, möchte ich an dieser Stelle einige Worte darüber sagen, wie die verschiedenen Autoren diese Stadien abgebildet und erklärt haben.

Zuerst ist von la Valette St. George zu erwähnen. Alle Mängel dieser Arbeit erklären sich leicht aus der Zeit, zu der sie verfasst wurde, sie ist nämlich im Jahre 1886 erschienen.

Infolgedessen will ich nicht näher auf die Fehler dieser Arbeit eingehen, doch will ich bemerken, dass sie sehr viel richtige Beobachtungen aufweist, z. B. ist das Bucket-Stadium richtig abgebildet, ebenso die Äquatorialplatte des Spermatocyten I. Ordnung (von la Valette St. George bezeichnet in dieser Untersuchung alle Zellen ohne Unterschied als „Spermatocyten“). Ausserdem sind darin die Mitochondrienkappe und die Cytomikrosomen gut abgebildet, wie ich schon erwähnt habe.

Erlanger erwähnt in seiner 1897 erschienenen „Zusammenfassenden Übersicht“ die Spermatocyten I. Ordnung und erste Reifungsteilung bei Blatta. Er benötigt diese Stadien zu seiner Erklärung der Entstehung des „Nebenkerns“. Ich will nicht darauf eingehen, wie dem Autor die Lösung dieser Frage gelungen ist, nur muss ich bemerken, dass sowohl die Beschreibung, wie die Abbildungen von den Spermatocyten und der ersten Reifungsspindel ganz unrichtig sind. Auf allen Zeichnungen sind das Centrosom und die Tetraden falsch abgebildet; ferner ist dort das Bucket-Stadium zu einer Zeit dargestellt, wo es keinesfalls vorhanden sein kann, nämlich in der Zeit der Spermatocyten II. Ordnung.

Dies alles lässt uns auf den Gedanken kommen, dass hier ein Missverständnis vorliegt, indem Erlanger nicht die Hoden von Blatta, sondern von einem anderen Tier untersucht hat.

Wenn ich nun zu der Arbeit von Stevens übergehe, so ist es nötig etwas genaueres über die Erklärung und Abbildungen des Autors zu sagen.

Überall bezeichnet Stevens das accessorische Chromosom als „Element X“, welches mit dem Nucleolus stets verbunden bleibt. Dieser Verband kann verschiedene Bilder geben, wie Fig. 106 (l. c. Taf. III) zeigt.

Anderseits ist das „Element X“ im Verlauf des ganzen Spirem-Stadiums mit dem Knäuel verbunden: „In figure 99 and again in figure 100 the element X is joined to the spireme as it is troughout the spireme stage“. Ich halte das direkt für falsch, weil, wie mir wohl gelungen ist zu zeigen, das „Element X“ auf dem Spirem-Stadium nichts vom Nucleolus Gesondertes und Unterscheidbares darstellt. Es ist einfach der homogene Nucleolus, der einige wahrscheinlich chromatische Substanz ins Plasma ausscheidet (vergl. meine Fig. 28, 29). Auf Grund dieser Tatsache kann man behaupten, dass der Nucleolus nicht mit dem Knäuel, sondern mit den Mitochondrien, die im Plasma liegen, verbunden ist. Erst später bildet sich aus diesem gleichartigen Nucleolus etwas ähnliches, wie Stevens als „Element X“ in Fig. 99—106, l. c. Taf. III darstellt, und wie die Zeichnungen von mir, Fig. 32—35, beweisen.

Stevens meint ferner, dass der Nucleolus völlig verschwindet und nur das „Element X“ übrig bleibt; ich dagegen glaube bewiesen zu haben, dass der Nucleolus nicht vollständig verschwindet, sondern dass ein Restkörper davon bleibt, und darum ist eine Zeitlang ein Doppelkörper vorhanden. Erst später verschmelzen die beiden Teile dieses Doppelkörpers zu einem einzigen, dem „accessorischen Chromosom“, das weiterhin von den echten Chromosomen nicht mehr unterscheidbar ist. Manchmal allerdings kann man diese Doppelnatur des „accessorischen Chromosoms“ mit grosser Mühe unterscheiden, wie Fig. 45 zeigt.

Ganz falsch hat Stevens die Centrosomen dargestellt. Der Autor bildet auf Fig. 109 (l. c. Taf. IV) zwei punktförmige Centrosomen ab. Das muss aber völlig unrichtig sein, da auf dem Stadium der Tetradenbildung die Centrosomen immer schon V-förmige Gestalt aufweisen. Ebenso ist auf Fig. 123 (l. c. Taf. IV) die Spindel mit punktförmigen Centrosomen abgebildet, was den wirklichen Verhältnissen nicht entspricht, denn ich beobachtete in solchen Spindeln immer ganz genau V-förmige Centrosomen.

Was die Chromosomenbildung anbelangt, so muss bemerkt werden, dass sie von Stevens im allgemeinen richtig beobachtet

wurde, obgleich ich die auf Fig. 111—113 dargestellten kreuzförmigen Gebilde nie so oft, sondern nur in vereinzelten Fällen und dann auch nur in weniger scharf ausgeprägter Kreuzform beobachtet habe.

Nachdem ich so die verschiedenen Veränderungen während der ersten Reifungsteilung beschrieben habe, gehe ich nun zur Schilderung der Spermatocyten II. Ordnung und der zweiten Reifungsteilung über.

C. Ruhestadium und zweite Reifungsteilung.

Zwischen der ersten und zweiten Reifungsteilung ist bei Blatta sowie auch bei anderen Tieren, z. B. bei Ratte (Ebner 1899), Periplaneta americana (Moore und Robinson 1905) ein Ruhestadium des Kernes zu beobachten.

Die Kerne der Spermatocyten II. Ordnung bilden eine Membran, das Chromatin liegt in Gestalt einer grobkörnigen Masse im Kern. Diese körnige Beschaffenheit des Chromatins verschwindet später, und der ganze Kern färbt sich gleichmässig (Fig. 46 und 47). Manchmal unterscheidet man ein kleines, sich stärker färbendes Körperchen, ähnlich einem Nucleolus im Kern.

Diese gleichmässige Beschaffenheit des Chromatins beweist, dass man es bei Blatta mit einem echten Ruhestadium zu tun hat, während bei anderen Tieren nur ein unvollkommenes Ruhestadium vorhanden ist.

Die Mitochondrien umfassen den Kern von zwei Seiten, ihre Fäden liegen dichter aneinander als bei den Spermatocyten I. Ordnung (Fig. 38). Ausserdem beobachtet man Spindelfaserreste sowie Zwischenkörperchen (Fig. 48, 49).

Die Centrosomen sieht man auf Fig. 46 schon in Form von Stäbchen.

Wenn wir nun zur Chromosomenbildung in diesen Spermatocyten übergehen wollen, so müssen wir unsere Aufmerksamkeit auf Fig. 48 wenden.

Auf dieser Zeichnung sind die längsgespaltenen Chromatinabschnitte nur schwach zu unterscheiden, während sie auf Fig. 49 schon scharf ausgeprägt auftreten. Durch weitere Verkürzung dieser Chromatinelemente erhält man das Bild von Fig. 50. Auf der Äquatorialplatte liegen die Chromosomen als kompakte gedrängte Körperchen, die gar keine Längsspaltung unterscheiden

lassen (Fig. 51), obwohl wahrscheinlich die Teilung in der Richtung dieser Längsspalte vor sich geht.

Die Mitochondrien beginnen wieder sich allmählich in Fäden umzuwandeln, wie Fig. 49 u. 50 zeigen. In gleicher Gestalt liegen sie um die Äquatorialplatte und um die Spindel, wie aus den Figuren 51 und 53 zu ersehen ist. Es ist nicht schwer nachzuweisen, dass die Quantität der Mitochondrien in den Spermatocyten II. Ordnung im Vergleich zu denen in den Spermatocyten I. Ordnung viel geringer ist (vergl. Fig. 42 mit 53). Ausserdem bemerkt man zwischen den fadenförmigen Mitochondrien rundliche Einschlüsse, die wahrscheinlich auch Mitochondrien sind, welche nur nicht fadenförmig ausgezogen sind.

Leider sind auf den mit Eisenhämatoxylin (nach Flemming) gefärbten Präparaten die Centrosomen nicht zu sehen, dagegen kann man sie auf mit Magenta gefärbten Schnitten sehr gut in ihrer stäbchenförmigen Gestalt erkennen (Fig. 54).

Wie schon oben erwähnt, geht das „accessorische Chromosom" bei der Teilung der Spermatocyten I. Ordnung ungeteilt in eine der Tochterzellen über und es ist demnach zu erwarten, dass wir in den Spermatocyten II. Ordnung eine verschiedene Anzahl von Chromosomen auf der Äquatorialplatte finden können und zwar je nachdem, ob man die Tochterzelle mit dem „accessorischen Chromosom" vor sich hat oder die andere Tochterzellen elf oder zwölf. Das ist in der Tat zu beobachten, wie ein Vergleich der Fig. 51 und 52 ergeben wird. Bei der Fig. 52, die also eine Äquatorialplatte II. Ordnung mit dem „accessorischen Chromosom" darstellt, muss man auf einen Unterschied mit der Äquatorialplatte I. Ordnung (Fig. 44) hinweisen. Auf letzterer war zu ersehen, dass das „accessorische Chromosom" in einer anderen Ebene liegt, als die echten Chromosomen; auf Fig. 52 dagegen bemerkt man keinen Unterschied in der Lage der „accessorischen" und der echten Chromosomen, vielmehr liegen sie hier alle in einer Ebene, so dass das „accessorische" Chromosom auf gar keine Weise, auch nicht einmal durch die Lage, von den anderen zu unterscheiden ist.

Was das anbelangt, wie das „accessorische" Chromosom sich bei der Teilung der Spermatocyten II. Ordnung verhält, ob es ungeteilt in eine der Spermatiden übergeht oder ob es sich

teilt, ähnlich wie die anderen Chromosomen, das lässt sich mit Sicherheit nicht feststellen. Wahrscheinlich teilt es sich.

Jedenfalls habe ich im Verlauf der Teilung der Spermatocyten II. Ordnung nie ein derartig auf ein ungeteiltes „accessorisches" Chromosom hinweisendes Bild beobachten können, wie die Fig. 42 und 43 aus der ersten Teilung. Stevens betont besonders den Übergang des „accessorischen" Chromosoms in eine der Spermatocyten II. Ordnung und sucht dies mit der Zeichnung 33 (l. c. Taf. IV) zu beweisen, und stellt auch in den folgenden Bildern dieses „Element" scharf hervortretend dar. Ich habe solch scharf ausgeprägte Bilder nie beobachten können. Mit Fig. 144 (l. c. Taf. IV) kann ich keineswegs übereinstimmen, da ich niemals eine so abweichende Form des „accessorischen" Chromosoms von den anderen und ebensowenig eine so gesonderte Lage habe beobachten können.

Ferner habe ich das „accessorische" Chromosom in Form von Dyaden ebenfalls nie unterschieden. Ganz unverständlich ist Fig. 149 (l. c. Taf. IV) von Stevens. Hier haben alle beide Spermatiden schwarze Punkte in den Kernen und ausserdem sind im Plasma zwei chromatische Elemente vorhanden, das eine grösser und das andere kleiner. Autor sagt selbst zu dieser Zeichnung: „Figure 149 is an exceptional case, where one chromatin element (possibly X) has evidently dividet late and been left out in the cytoplasm; a smaller chromatin granule is also present in the cytoplasm of each spermatid." Ich denke, durch diese Erklärung gewinnt die Sache durchaus nicht an Verständlichkeit.

D. Die Spermatiden und Spermatozoonbildung.

Über die Spermatiden bleibt mir nur wenig zu sagen übrig. Der Kern erscheint wie eine helle Blase mit einem dunklen Fleck im Innern. Um den Kern herum sind verschieden grosse sich dunkel färbende Körnchen gelagert, ausserdem liegt ihm der „Nebenkern" als ganz schwarze Kugel dicht an (Fig. 55). Dieser Nebenkern ist unzweifelhaft aus den Mitochondrien gebildet worden. Die anderen dunklen Körner sind ebenfalls Mitochondrien, die nicht zur Bildung des Nebenkerns beigetragen haben (Fig. 55). Wie ich schon in meiner früheren Mitteilung (1902) berichtet habe, liegt das stäbchenförmige Centrosom dicht an der Zellmembran in radialer Richtung (Fig. 55). Während

der Bildung des Achsenfadens gestaltet sich das Centrosom in zwei nebeneinander liegende Pünktchen um und nähert sich der Kernmembran; schliesslich liegt es auf der Peripherie des Kernes, wie auf Fig. 56 zu ersehen ist.

Gleichzeitig hellt sich der Nebenkern auf und schnürt sich in zwei Kugeln ein (Fig. 56 und 57). Diese zwei Kugeln strecken sich in die Länge und nehmen später spindelförmige Gestalt an; sie umfassen dann den Achsenfaden und ziehen sich mit der Zeit immer mehr und mehr aus, um schliesslich ganz zu verschwinden. Wahrscheinlich werden sie aus der Zelle ganz ausgestossen. Die übrig gebliebenen Mitochondrien sammeln sich an dem dem Plasma zugewendeten Pole des Kernes an (Fig. 58). Weiter scheidet sich ein Teil von ihnen auf der Kernmembran als eine scharf abgegrenzte Scheibe ab, während die restierenden Mitochondrialkörner aus der Spermatide ausgestossen werden (Fig. 59).

Während der Zeit dieser Umwandlung der Spermatide verkleinert sich der Kern und wird immer heller, doch weist er immer ein dunkles Pünktchen im Innern auf (Fig. 58, 59).

Ausserdem zeigt sich im Plasma dicht neben dem Kern ein kompakter dunkler Körper (Fig. 58, 59, 60), dessen Ursprung ich nicht genau feststellen kann. Vielleicht ist dies die Sphäre (Idiosom), die bisher nicht bemerkbar war und die jetzt beginnt das Acrosom zu bilden.

Ein fast reifes Spermatozoon ist auf Fig. 61 abgebildet. Der längliche Körper hat eine scharfe dunkle Spitze und ein ebenso dunkles Mittelstück. Im Kern ist immer ein schwarzes Pünktchen zu unterscheiden. Das nächste Stadium zeigt das Spermatozoon noch länger ausgestreckt; der schwarze Punkt im Kern ist nicht mehr nachzuweisen (Fig. 62).

Ein ganz reifes Spermatozoon ist auf Fig. 63 abgebildet.

Obwohl ich die Umwandlung der Centrosomen bei der Bildung des Mittelstückes nicht verfolgt habe, so liegt meiner Meinung nach kein Grund vor, anzunehmen, dass diese Bildung bei Blatta anders stattfinden sollte als bei schon beschriebenen Objekten.

Nachdem ich so die Bildung der Geschlechtsprodukte geschildert habe, möchte ich hier einige Gedanken allgemeinen Charakters hinzufügen, und beginne mit der Frage über das „accessorische Chromosom“.

Accessorisches Chromosom.

Der Ausdruck „accessorisches Chromosom" wurde zuerst von Mc. Clung gebraucht. Ich will jetzt nicht darauf eingehen, ob der Ausdruck passend gewählt ist, darüber wird später zu reden sein.

Eine ganze Reihe von Forschern, beginnend mit Henking, der zum erstenmal bei Pyrrochoris apt. das „accessorische Chromosom" nachwies, behandelt das „accessorische Chromosom", und es wird hierbei mit den verschiedensten Namen belegt, z. B. nennt es Paulmier „small Chromosomes", de Sinéty „special chromosome", Montgomery „Heterochromosomes" oder „chromatin nucleoli". Die Darstellung Montgomerys muss als die vollständigste bezeichnet werden. Dieser Forscher hat eine ganze Reihe von verschiedenen Hemipteren (1901), und in seiner letzten Arbeit (1905) auch Vertreter der Orthopteren und Spinnen untersucht.

Bei allen diesen Arthropoden fand Montgomery, dass sowohl in den Spermatogonien als auch in den Spermatocyten solche chromatische Elemente sind, welche entweder durch ihre Grösse oder durch ihr Verhalten, während der Bildung der übrigen Chromosomen, deutlich unterschieden werden können.

Auf Grund seiner mannigfaltigen Untersuchungen unterscheidet Montgomery drei Gruppen, in welche die verschiedenen „accessorischen Chromosomen", die bis jetzt beschrieben wurden, eingeteilt werden können.

Montgomery gibt den „accessorischen Chromosomen" den Namen „Heterochromosomen", die er vorher auch „chromatin nucleoli" genannt hatte, und er sagt, dass die erste Gruppe solche Heterochromosomen bilden, welche in den Spermatogonien paarig und in den Spermatocyten I. Ordnung zu einem bivalenten vereinigt sind, wie er das für eine ganze Reihe von Hemipteren, für Lycosa und Syrbula beschrieben hat. Hierher sind auch die Fälle von Henking (1890), Paulmier (1899), Gross (1904) und Mc Gill (1904) zu stellen. Die zweite Gruppe bilden die Heterochromosomen, welche in Einzahl in Spermatogonien und Spermatocyten vorhanden sind, z. B. bei Orphania und Gryllus (de Synéty, 1901), Protonor (Montgomery, 1901), Xiphidium (Mc Clung, 1902), Brachystola (Sutton, 1900, 1902), Gryllus (Baumgartner, 1904).

Ausser diesen zwei Gruppen, welche von Heterochromosomen gebildet werden, unterscheidet Montgomery noch eine dritte, die eine eigene Stellung einnimmt und die Fälle von Alydus, Harmostes und Oedancola umfasst. Bei den letztgenannten Insekten existierte ein sogenanntes „überflüssiges Chromosom“ (odd-chromosome Montgomery). Montgomery nennt es so, weil es die Zahl der Chromosomen in den Spermatogonien und Spermatocyten zu einer ungeraden macht und ausserdem ist es von den übrigen Chromosomen in der Wachstumsperiode nicht unterscheidbar.

Ausser dem „überflüssigen“ Chromosom sind bei diesen drei Arten von Hemipteren noch Heterochromosomen vorhanden. Diese unterscheiden sich von den anderen Chromosomen durch ihre geringere Grösse, sowie dadurch, dass sie während der Wachstumsperiode öfters mit dem echten Nucleolus sich vereinigen. (Dies ist die Ursache, weshalb Montgomery die Heterochromosomen früher für „Chromatin Nucleoli“ hielt.)

Wenn wir das Verhalten der Heterochromosomen und des „überflüssigen“ Chromosoms bei den Reifeteilungen verfolgen, so wird auch hier ein Unterschied bemerkbar. Die Heterochromosomen, welche der ersten Gruppe angehören, bilden in den Spermatocyten ein bivalentes Heterochromosom, welches sich bei der ersten Reifeteilung teilt und dabei eine Reduktion erfährt. Ob und wie die Teilung des Heterochromosoms bei der zweiten Reifeteilung vor sich geht, ist mit Sicherheit nicht bekannt, doch teilt es sich in einigen Fällen, z. B. bei Euchistus, Harmostes, Protenor, Oedancola mittels einer Äquationsteilung. Bei Anasa, Pyrrhocoris und Anax gehen die Heterochromosomen bei der zweiten Reifeteilung ungeteilt in eine der Spermatiden über. Die Heterochromosomen der zweiten Gruppe teilen sich nicht bei der ersten Reifeteilung, wohl aber bei der zweiten, so bei Orphania, Gryllus (de Sinéty), Brachystola (Sutton).

Eine Ausnahme bildet Protenor, bei dem das Heterochromosom sich bei der ersten Reifeteilung teilt, bei der zweiten dagegen nicht. Bei der dritten Gruppe, mit dem „überflüssigen“ Chromosom teilt sich diese, nach Montgomery, nur bei der ersten Reifeteilung, ähnlich wie bei Protener.

Das verschiedene Verhalten der Hetero- und „überflüssigen“

Chromosomen bei den Reifeteilungen sucht Montgomery durch Präreduktion zu erklären.

Es fragt sich, zu welcher von diesen drei Gruppen das „accessorische Chromosom" von Blatta zu stellen ist?

In der Äquatorialplatte der Spermatogonien zählt man 23 Chromosomen von ziemlich gleicher Grösse. Nach der ungeraden Zahl der Chromosomen liesse sich dieser Fall in die dritte Gruppe Montgomerys stellen, weil wir es mit einem überflüssigen Chromosom zu tun haben. Wäre dies zutreffend, so müsste das „überflüssige Chromosom" sich bei der ersten Reifeteilung teilen, bei der zweiten ungeteilt in eine der Spermatiden übergehen. Bei Blatta ist es jedoch umgekehrt; bei der ersten Reifeteilung geht es ungeteilt in eine der Spermatocyten II. Ordnung über, teilt sich jedoch wahrscheinlich bei der zweiten. Nach seinem Teilungsmodus muss also das „accessorische Chromosom" von Blatta in die zweite Gruppe gestellt werden, d. h. es erinnert sehr an die anderen Orthopteren (Orphania, Gryllus).

Der Fall bei Blatta kann also keiner der drei Gruppen vollständig eingereiht werden.

Damit will ich nicht sagen, dass für Blatta eine eigene Gruppe aufgestellt werden muss, im Gegenteil glaube ich, dass das „accessorische Chromosom" von Blatta zu dem von Orphania, nach der Schilderung de Sinétys, gestellt werden kann. De Synéty bildet in der Äquatorialplatte der Spermatogonien von Orphania 30 gewöhnliche Chromosomen und eine „chromosome special" ab, das eine sehr bedeutende Grösse besitzt und die Zahl der Chromosomen zu einer ungeraden macht. Ich glaube, dass sich das „accessorische Chromosom" von Blatta von dem der Orphania nur dadurch unterscheidet, dass es dieselbe Grösse besitzt wie die übrigen 22 Chromosomen.

Ich beschränke mich auf diesen einen Vergleich mit dem „chromosome special" von Orphania, da ich denke, dass es zwecklos wäre, fertige Gebilde zu vergleichen, ohne deren Entstehung zu kennen.

Nachdem ich die Stellung des „accessorischen Chromosoms" von Blatta zu ähnlichen Gebilden bei anderen Insekten besprochen habe, möchte ich eine Erklärung für diese Erscheinung bei Blatta versuchen.

Vorher möchte ich aber nochmals kurz die Entstehung des „accessorischen Chromosoms“ bei Blatta rekapitulieren.

Die Äquatorialplatte der Spermatogonien hat, wie gesagt, 23 gleichgrosse Chromosomen. In den ruhenden Spermatogonien findet sich ein merkwürdiger doppelter Nucleolus, der augenscheinlich keine unmittelbare Beziehung zu den Chromosomen hat und später wie ein gewöhnlicher Nucleolus verschwindet. Nach der letzten Teilung der Spermatogonien tritt in den jungen Spermatocyten ein ebensolcher doppelter Nucleolus auf, der nach einigen Veränderungen homogen wird und während der Wachstumsperiode eine lebhafte Teilnahme am Stoffwechsel nimmt. Letzteres schliessen wir daraus, dass der Nucleolus chromatische Substanz an das Plasma abgibt, wo sie die Mitochondrien bildet. Das Chromatin des Kerns bildet ein Fadenwerk, das sich zu elf Schleifen anordnet, die ein Bucket-Stadium bilden. Die Zahl 11 zeigt an, dass das Chromatin elf bivalente gewöhnliche Chromosomen bildet, während das zwölfte „accessorische Chromosom“ nicht in dieser Weise angelegt ist.

In Wirklichkeit sehen wir, dass das „accessorische Chromosom“ aus dem letzten Rest chromatischer Substanz gebildet wird, während der übrige Teil aus dem Nucleolus ins Plasma überwandert (Fig. 31, 32, 33, 34, 35). Der Nucleolus differenziert sich hierbei in zwei deutlich voneinander unterscheidbare Teile, einen kugelförmigen achromatischen und einen birnförmigen chromatischen. Der achromatische Teil wird grösstenteils resorbiert, der Rest vereinigt sich mit dem chromatischen Teil und beide bilden so zusammen das „accessorische Chromosom“, dessen Doppelnatur manchmal in Erscheinung tritt (Fig. 45).

Bei der ersten Reifeteilung gelangt das „accessorische Chromosom“ ungeteilt in eine der Spermatocyten II. Ordnung. Auf die erste Reifeteilung folgt ein Ruhestadium; in den Äquatorialplatten der Spermatocyten II. Ordnung, welche ein „accessorisches Chromosom“ enthalten, sind zwölf Chromosomen zu zählen. Es lässt sich jedoch das „accessorische Chromosom“ von den anderen elf nicht unterscheiden. Es erscheint also in den Spermatocyten II. Ordnung und ebenso in Spermatiden das zwölfte oder „accessorische Chromosom“ ganz wie die übrigen elf. Ich glaube, dass man dies folgendermassen deuten kann: das „accessorische Chromosom“, das sich aus dem Rest der chromatischen Substanz bildet.

während deren Hauptteil ins Plasma ausgeschieden wird, hat die Eigenschaften eines Chromosoms. Es macht jedoch nicht den Entwicklungsgang der übrigen Chromosomen durch und wäre demnach kein echtes Chromosom.

Während des Ruhestadiums zwischen beiden Reifeteilungen verlieren die Chromosomen ihre Individualität und das Chromatin verteilt sich gleichmässig im Kern. Bei der Neubildung der Chromosomen erscheinen diese nicht in der Zahl 11, sondern in der Zahl 12, d. h. das „accessorische Chromosom", das bei den Spermatocyten I. Ordnung noch nicht alle Eigentümlichkeiten echter Chromosomen hatte, erscheint nun mit allen Anzeichen eines echten Chromosoms. Es teilt sich wie ein echtes Chromosom und geht in beide Spermatiden bezw. Spermatozoen als zwölftes Chromosom über.

Bei der Befruchtung sind demnach zwei Möglichkeiten geboten: es kann ein Spermatozoon mit oder eins ohne accessorisches Chromosom in das Ei eindringen. Ohne mich näher auf die Bedeutung für die Geschlechtsbestimmung einzulassen, welche die beiderlei Spermatozoen ausüben können, möchte ich nur erwähnen, dass ich in einem Ovogonium und in fünf Eifollikelzellen je 24 Chromosomen zählte. Ein solches Ovogonium stellt Fig. 5 und 5a dar, wo auf einem Schnitt 22 Chromosomen getroffen sind und auf dem nächsten die übrigen zwei.

Stevens gibt die Zeichnung von einer Eifollikelzelle und bildet nur 23 Chromosomen ab. Da Stevens nur zwei Fälle gesehen hat, so ist die Möglichkeit einer Täuschung sehr wahrscheinlich. Demnach scheinen sich die Eier, welche durch ein Spermatozoon mit accessorischem Chromosom befruchtet sind, weiblich zu entwickeln, die anderen männlich.

Für uns ist die Tatsache wichtig, dass wie beim Weibchen, so auch beim Männchen in den Ovogonien bezw. somatischen Zellen das accessorische Chromosom von den anderen nicht zu unterscheiden ist. Es geht also unverändert von einer Zelle zur anderen über und nur in den Spermatocyten, wo das Chromatin im allgemeinen grosse Veränderungen erleidet, macht auch das accessorische Chromosom Umwandlungen durch. Diese Umwandlungen bewegen sich in einer Bahn, die zum schliesslichen Verschwinden des accessorischen Chromosoms führen kann. Vielleicht ist es zu kühn, zu behaupten, dass dieses accessorische

Chromosom univalent sei, weil sein Partner bei der Ausscheidung der chromatischen Substanz aus dem Kern ausgetreten ist. Eine derartige Ansicht, dass das accessorische Chromosom zum Verschwinden bestimmt sei, haben schon Paulmier und Montgomery ausgesprochen und ich kann ihnen nur beipflichten. Ausserdem möchte ich auf einen Fall, der von Stevens bei Stenopelmatus beschrieben wurde, hinweisen. Hier ist das „Element X“ in den Spermatocyten I. Ordnung vorhanden; geht bei der ersten Reifeteilung ungeteilt in eine der Spermatocyten II. Ordnung über und verschwindet hier vollkommen; daher ist bei der zweiten Reifeteilung kein „Element X“ vorhanden.

Ich halte das für einen analogen Prozess wie bei Blatta, der jedoch einen Schritt weiter gegangen ist und zum völligen Verschwinden des accessorischen Chromosoms geführt hat.

Ausser der oben erwähnten Anschauung von Paulmier und Montgomery, dass das accessorische Chromosom zum Verschwinden bestimmt sei, existieren noch zwei weitere Ansichten. Die eine von Miss Wallace besagt, dass von den vier Spermatiden nur eine entwicklungsfähig sei und zwar die mit dem accessorischen Chromosom, während die übrigen drei degenerieren und Richtungskörperchen gleichen. Ich will mich mit dieser Hypothese nicht aufhalten, da sie eine ernste Kritik nicht aushält.

Eine zweite Ansicht, welche dem accessorischen Chromosom eine geschlechtsbestimmende Bedeutung zuschreibt, wurde zuerst von Mc Clung aufgestellt.

Nach seiner Ansicht geben die mit accessorischem Chromosom befruchteten Eier Männchen. Nach den Untersuchungen anderer Forscher, besonders Wilsons, ist die Tatsache umgekehrt, d. h. die Eier, die mit accessorischem Chromosom befruchtet sind, entwickeln sich zu Weibchen. Diese letztere Ansicht findet eine Bestätigung darin, dass in den somatischen Zellen der Weibchen die Zahl der Chromosomen um eins mehr beträgt, als bei den Männchen. Ich muss hier noch erwähnen, dass ausser dem accessorischen Chromosom nach den Untersuchungen von Wilson noch „Idiochromosomen“ existieren. Er nennt so die Chromosomen, welche aus zwei ungleichen Teilen bestehen; Beispiele hierfür bieten Euchistus, Coenus delius, Lygaeus usw. Bei der zweiten Reifeteilung verteilen sich diese beiden ungleichen Teile

auf zwei Spermatiden resp. Spermatozoen. Bei Befruchtung mit dem grösseren Chromosom entwickeln sich die Eier zu Weibchen, im anderen Falle zu Männchen. Trotzdem schreibt Wilson nicht dem Spermatozoon allein geschlechtsbestimmende Eigenschaften zu, sondern auf Grund seiner logischen Erörterungen kommt er zu dem Schluss, dass auch zweierlei Arten von Eiern unterschieden werden müssen, männliche und weibliche, welche morphologisch nicht unterschieden werden können. Die ersteren werden nur durch männliche Spermatozoen befruchtet und die letzteren nur durch weibliche. Wilson zieht weiter folgenden Schluss: „Such a selective fertilization is therefore a sine qua non of the assumption that the heterotropic chromosome is a specific sex-determinant.“ (l. c. S. 29). Wenn wir von dem Standpunkt ausgehen, dass das accessorische Chromosom ein degenerierender Bestandteil ist, so fällt es schwer, dem accessorischen Chromosom solche geschlechtsbestimmende Eigenschaften zuzuschreiben. Ich möchte deshalb eine andere Erklärung für diese Erscheinungen versuchen. Vor allem nehme ich an, dass die „Idiochromosomen“, „Mikrochromosomen“ usw. ebenso degenerierende Chromosomen sind, wie das accessorische Chromosom, nur in anderen Stadien des Verschwindens. Diese Annahme, glaube ich, lässt sich auch durch die Entstehungsweise der betreffenden Chromosomen stützen nach Wilsons Bild (Fig. 1, 6. Studies II), wo die zwei Mikrochromosomen bereits fertige kompakte Klümpchen bilden, während die übrigen Chromosomen noch diffus sind.

Ist meine Deutung richtig, so wird durch die Befruchtung mit einem Spermatozoon, das kein accessorisches oder nur ein kleines Idiochromosom enthält, weniger Chromatin ins Ei eingeführt als bei der Befruchtung durch ein Spermatozoon mit accessorischem resp. grossem Idiochromosom. Die normale Entwicklung von Eiern, die weniger Chromatin mitbekamen, kann vielleicht einen Hinweis bieten, dass die Entwicklung mit noch weniger väterlichem Chromatin möglich wäre, vielleicht sogar ganz ohne es, d. h. parthenogenetisch. Die Tatsache, dass die Befruchtung mit oder ohne accessorischem Chromosom hauptsächlich bei Insekten beobachtet wurde und hier wieder bei den primitivsten (Orthopteren), kann einen phylogenetischen Weg weisen, wie sich die Parthenogenese bei den Insekten entwickelte.

Ein Beispiel hierfür bieten die Bienen, bei denen befruchtete Eier, d. h. solche mit grösserem Chromatingehalt, Weibchen geben, unbefruchtete, d. h. solche mit geringem Chromatingehalt, Männchen.

Sollte ich unter den früher aufgezählten Benennungen des „accessorischen Chromosoms" die nach meiner Ansicht passendste auswählen, so möchte ich den Namen „Odd-Chromosom" wählen, glaube jedoch, dass es aus Gründen der Einfachheit besser ist, die gebräuchliche Bezeichnung „accessorisches Chromosom" beizubehalten.

Die Mitochondrien.

Im Jahre 1898 bezeichnete Benda fadenförmige Einschlüsse im Plasma verschiedener Zellen als Mitochondrien. Er erklärte sie für Differenzierungen des Protoplasmas und schrieb ihnen als Funktion die motorischen Leistungen der Zelle zu.

Unsere Kenntnisse der Mitochondrien wurden durch Meves gefördert. Dieser Forscher hat sehr genau die Mitochondrien bei Spermatogenese von Paludina vivip. und Phalera bucephala geschildert und ihre nähere Beziehung zur Nebenkernbildung gezeigt. Dabei hat Meves, die gewöhniche Eisen-Hämatoxylin-Methode angewandt und damit bewiesen, dass zum Sichtbarwerden der Mitochondrien die komplizierte Methode von Benda unnötig ist.

Ausserdem wurden von einer Reihe von Autoren die verschiedensten Gebilde beschrieben, die alle mit den Mitochondrien sehr viel Ähnlichkeit besitzen, z. B. Pseudochromosomen, Archoplasmaschleifen, Cytomikrosomen usw.

In der Neuzeit wurde ein Umschwung in der Auffassung der Mitochondrien durch Goldschmidt angebahnt, welcher den Nachweis zu führen suchte, dass sie mit den von R. Hertwig bei Heliozoen, Thalamophoren und Eizellen beschriebenen Chromidien (Chromidialapparat) identisch seien. Goldschmidt suchte ferner den Nachweis zu führen, dass dieselben Gebilde in stark funktionierenden Zellen eine weite Verbreitung besitzen, aber unter verschiedenen Namen beschrieben worden seien. In Übereinstimmung mit R. Hertwig, welcher die Entstehung der Chromidien aus dem Kern für Heliozoen und die Umbildung des Chromidialapparats der Thalamophoren und Radiolarien im Kerne

bewiesen hatte, trat er für die Zugehörigkeit der Chromidien resp. Mitochondrien zum Kern ein, erklärte ihr Vorkommen aus einem Dualismus des Kernapparats, auf den ich weiter unten zurückkommen werde.

Für die Entstehung der Mitochondrien aus dem Kern ergeben meine Untersuchungen neue Belege. Wenn wir dieselben überblicken, so müssen wir in der Bildung der Mitochondrien zwei verschiedene Phasen unterscheiden: 1. Die Mitochondrienbildung in Spermatogonien und jungen Spermatocyten. 2. Die Mitochondrien treten in Beziehung zum Nucleolus.

Ich wiederhole hier kurz die betreffenden Resultate bei Blatta.

Die erste Andeutung von Mitochondrien findet man in den Spermatogonien in Gestalt kleiner chromatischer Körnchen, welche manchmal eine Tendenz zeigen, sich an einem Punkte der Kernoberfläche zu sammeln (Fig. 1, 2, 6). In den ganz jungen Spermatocyten sind die Körnchen an der ganzen Kernoberfläche verstreut, während des Wachstums der Spermatocyten sammeln sie sich an der Stelle in der Nähe des Kerns, wo das meiste Protoplasma sich anhäuft (Fig. 18, 19, 21, 22). Von diesem Zeitpunkt an beginnt ein eigentümlicher Prozess der Ausscheidung chromatischer Substanz aus dem Kern. Die Nucleoli, welche bisher keinen sichtlichen Anteil an der Bildung der Mitochondrien nahmen, beginnen jetzt eine lebhafte Tätigkeit, indem von ihnen eine stark färbbare Substanz abströmt. Ich halte den Ausdruck „abströmen“ für den treffendsten, weil ich diese Abtrennung vom Nucleolus nur mit dem Abfliessen einer flüssigen oder halbflüssigen Substanz vergleichen kann.

Die Richtung dieses Stromes ist keine beliebige, sondern stets nach der erwähnten Mitochondrienanhäufung gelenkt. Manchmal beschreibt er im Kern einen Bogen, als ob er nach der Austrittsstelle suchte. Mit der beginnenden Abtrennung von Chromatinsubstanz aus dem Nucleolus ins Plasma nimmt die Mitochondrienmasse zu, und einzelne Körnchen derselben fliessen zu Fäden zusammen. Der Abströmungsprozess aus dem Nucleolus hört erst mit der Abgabe der letzten Chromatintropfen auf.

Bei der Spindelbildung ordnen sich die Mitochondrien zu Fäden an, welche eine Spindelfigur nachahmen, die die Kernspindel umhüllt. Während der Metaphase verteilen sich die Mito-

chondrien gleichmässig auf beide Tochterzellen, wobei anscheinend die Fäden ungeteilt überwandern und sich nicht quer teilen, wie Benda meint. In der Ruhezeit zwischen der ersten und zweiten Reifeteilung behalten die Mitochondrien ihre teils körnige, teils fadenförmige Beschaffenheit bei. Bei der zweiten Reifeteilung bilden sie dieselbe Hülle um die Spindel, wie bei der ersten, sind jedoch viel lockerer, da sie seit der ersten Reifeteilung keine Zunahme an Substanz erfahren haben. Das weitere Schicksal der Mitochondrien ist ebenso, wie es Meves beschreibt, ihre Hauptmenge bildet einen „Nebenkern" in der Spermatide. Dieser teilt sich in zwei Kugeln, welche Spindelform annehmen und später aus der Spermatide ausgestossen werden. Der in Form diffus verstreuter Körnchen zurückbleibende Rest der Mitochondrien kondensiert sich im Mittelstück und umhüllt wahrscheinlich das Centrosom.

Nach dieser Schilderung der Mitochondrienbildung dürfte kein Zweifel mehr bestehen, dass sie aus dem Kern stammen. Ihr Auftreten in den Spermatogonien und jungen Spermatocyten, wo der Nucleolus noch nicht in Tätigkeit getreten ist, erkläre ich mir ebenso, wie die Ausscheidung der Chromidialstränge bei Ascaris; die chromatische Substanz scheidet sich an der ganzen Kernoberfläche in feinen Partikelchen diffus aus. Bei Blatta ist dieses Austreten nicht so klar zu beobachten wie bei Ascaris (Goldschmidt) oder in anderen Fällen, wie bei den Eizellen von Helix (F. Henschen).

Man kann auch noch eine zweite Erklärung für die Entstehung der ersten Mitochondrien finden, wenn wir uns daran erinnern, dass die Nucleoli in den Spermatogonien und jungen Spermatocyten von zweierlei Beschaffenheit sind. Der eine Teil ist kugelig und färbt sich stärker als der andere halbkugelförmige, ist also stärker chromatisch. Sehr häufig beobachtet man sowohl in den Spermatogonien als auch in den jungen Spermatocyten, dass der halbkugelförmige Teil allein ohne den kugelförmigen vorhanden ist, welch letzterer völlig verschwunden ist. Möglicherweise ist der kugelförmige Teil in feine Körnchen aufgelöst und so aus dem Kern ins Plasma ausgestossen worden. Diese Annahme ist um so wahrscheinlicher, wenn wir die Rolle bedenken, die später der Nucleolus bei der Bildung der Mitochondrien spielt. Die diffuse Chromatinausscheidung ist so lange zu er-

warten, als das Chromatin noch nicht individualisiert ist, d. h. so lange es in Form von gröberen oder feineren Körnchen im Kern liegt. Bilden sich aber die chromatischen Fäden und weiterhin die Chromosomen, so übernimmt der Nucleolus diese Funktion.

Nachdem wir gesehen haben, dass der Nucleolus in engem Zusammenhang mit der Chromatinausscheidung steht, wollen wir näher auf die Natur der so gebildeten Mitochondrien eingehen.

In der letzten Phase der Mitochondrienbildung ergeben sich nahe Beziehungen des Chromatins zu der Substanz der Nucleoli. Der enge genetische Zusammenhang beider Teile ist wiederholt erörtert worden, so von O. Hertwig, Carnoy und Lebrun, und a. . R. Hertwig hat dann in seinen Veröffentlichungen über Actinosphaerien dargetan, dass die Nucleolar-Substanzen das Substrat bilden, in welche das Chromatin eingelagert wird. Nach dem Schema dieses Forschers ist der Nucleolus aus zwei Bestandteilen gebildet — Chromatin und Nucleolarsubstanz. Ich glaube, dass einem so gestalteten Nucleolus der in den Spermatogonien und Spermatocyten von Blatta vorkommende entspricht. Bei den Spermatogonien und Spermatocyten besitzen beide Teile des Nucleolus, der kugel- und der halbkugelförmige, Chromatin, nur ist im kugelförmigen Teil mehr Chromatin als im halbkugelförmigen; im letzteren ist das Chromatin auf die Peripherie beschränkt, so dass er sehr scharf konturiert erscheint, der übrige schwach färbbare Teil besteht aus reiner Nucleolarsubstanz. In den Spermatocyten sind anfangs dieselben Verhältnisse, später wächst das Chromatin an. Es steht zu erwarten, dass ebenso wie das Chromatin auch die Nucleolarsubstanz anwächst, doch ist sie unter dem Chromatin nicht zu unterscheiden. Ein solches Wachstum ist während der ganzen Zeit der Mitochondrienausscheidung aus dem Nucleolus zu beobachten. Erst zum Schlusse dieses Prozesses, wenn der Nucleolus den letzten Chromatintropfen abgibt, treten deutlich zwei Substanzen im Nucleolus auf, eine birnförmige chromatische und eine kugelförmige Nucleolarsubstanz, die im Vergleich zu dem birnförmigen chromatischen Teil ein bedeutenderes Volumen besitzt. Dieser Umstand ist auch vollkommen verständlich, wenn man bedenkt, dass früher Chromatin und Nucleolarsubstanz miteinander verbunden waren. Nach der Absonderung des Chromatins ins Plasma in Form von Mitochondrien bedarf es in dieser

unorganisierten Form keiner Nucleolarsubstanz mehr. Der im Kern zurückbleibende Rest der Chromatinsubstanz bildet später, wie wir sahen, das „accessorische Chromosom". Die für ihn nötige Nucleolarsubstanz erhält es von dem kugelförmigen Teil des Nucleolus. Da das „accessorische Chromosom" nur einen kleinen Teil der Nucleolarsubstanz beansprucht, geht der grösste Teil derselben zu Grunde, wie durch den merkwürdigen Prozess der Fig. 33, 34, 35 dargestellt wird.

Der zurückgebliebene Teil der Nucleolarsubstanz hilft das „accessorische Chromosom" aufbauen.

Ich habe schon erwähnt, dass ich die Bilder der Mitochondrien nur auf solchen Präparaten erhielt, die nach Fixierung mit Flemmingscher Flüssigkeit mit Eisenhämatoxylin gefärbt waren. Andere spezielle Kernfärbemethoden, z. B. Magenta, Safranin liessen nur das Chromatin, den Nucleolus und das ablaufende Chromatin bis an die Kernmembran sichtbar werden, jedoch nicht die Mitochondrien im Plasma. Bei starker Differenzierung nach der Heidenhainschen Färbung verliert das Chromatin seine Farbe, nicht jedoch der Nucleolus, das ablaufende Chromatin und die Mitochondrien. Hieraus schliesse ich, dass die Mitochondrien bei ihrem Austritt aus dem Kern die Fähigkeit zu chemischen Veränderungen verloren haben, die dem Chromatin im Kern innewohnt, und daher färben sich die Mitochondrien auf allen Stadien gleich.

Einige Autoren wollen die Natur dieser chromatischen Substanz etwas näher bestimmen. So nimmt Goldschmidt an: „jede tierische Zelle ist ihrem Wesen nach doppelkernig: sie enthält einen somatischen und einen propagatorischen Kern", und weiter: „ist innerhalb eines Amphinucleolus die Existenz beider Kernarten durch ihr verschiedenartiges Chromatin nachzuweisen, so sprechen wir von Idiochromatin und Trophochromatin".

Wenn nun alles oder nur ein Teil des Trophochromatins ins Plasma austritt, so spricht Goldschmidt vom Chromidialapparat, unter welchem Namen er eine ganze Menge von Gebilden zusammenfasst, darunter auch die Mitochondrien. So erscheint nach Goldschmidt die Natur der Mitochondrien ganz klar, sie sind Chromatin und zwar eine besondere Art von Chromatin, nämlich Trophochromatin, das aus dem Kern ausgeschieden werden muss und das Idiochromatin im Kern allein zurücklässt, damit

die Zelle ihre Funktion erfüllen kann. Ich glaube, dass man diese zwei Chromatinarten nicht stets scharf auseinander halten kann, und im vorliegenden Falle sind die Mitochondrien keine besondere Art von Chromatin, sondern nur überflüssiges Chromatin. Ich möchte dies jedoch erst im nächsten Abschnitt zu beweisen suchen, wo ich über das Chromatin im allgemeinen sprechen will. Doch möchte ich schon hier bemerken, dass man zwar vom theoretischen Standpunkt aus eine solche Unterscheidung zugeben kann und auch die Ausscheidung des Trophochromatins in den Geschlechtszellen, doch ist es schwer verständlich, warum z. B. Muskelzellen bei Ascaris Chromatin ausscheiden müssen, wenn es dort nur aus einer Art von Chromatin, aus Trophochromatin besteht.

Wenn nach der oben geäusserten Ansicht die Mitochondrien eine unnötige Chromatinmasse darstellen, so ist Koltzoff (1905) direkt entgegengesetzter Ansicht, indem die Mitochondrien bei den Dekapodenspermien eine wichtige Rolle spielen sollen. Nach Koltzoffs Behauptung erscheinen sie hier als formbestimmende Gebilde. Die Untersuchungen von Koltzoff sind deshalb sehr interessant, weil sie manche neue Gesichtspunkte für cytologische Prozesse bieten. Eine sehr wichtige Stellung nehmen die harten Gebilde in den Zellen ein; in diesem Falle sind die Mitochondrien solche harte Gebilde, indem sie das Skelett für die Fortsätze der Dekapodenspermien abgeben. Sehr richtig ist in dieser Arbeit dargestellt, wie die Mitochondrialkörner zuerst halbflüssig sind und in Fäden zusammenfliessen, welche später erhärten und so das Skelett der Spermien bilden. Dasselbe Zusammenfliessen der Körner findet augenscheinlich auch bei Blatta statt.

Spielen also so die Mitochondrien in den Dekapodenspermien eine so wichtige und klare Rolle, so kann man in anderen Fällen nicht dasselbe behaupten. Die Frage über die Bedeutung des Nebenkerns ist noch nicht klar entschieden.

Nach meiner Auffassung unterscheidet Meves (1900) sehr richtig verschiedene Zellteile ausser dem eigentlichen Nebenkern oder Mitochondrialkörper, nämlich Sphäre und Spindelrestkörper. Bei Blatta bildet unzweifelhaft der grösste Teil der Mitochondrien den Nebenkern, welcher später ausgeschieden wird, der zurückbleibende Teil der Mitochondrien bildet die Hülle, welche das Centrosoma im Mittelstück umgibt.

Korschelt und Heider geben drei Möglichkeiten für die Entstehung des Nebenkerns an:

1. „Die Entstehung aus Resten der Spindel- oder Verbindungsfasern (Mitosoma von Platner).“
2. „Die Differenzierung aus dem Cytoplasma durch Verdichtung einer bestimmten Partie desselben.“
3. „Die Herkunft aus dem Kerninnern durch Abgabe chromatoider Bestandteile des Kerns.“

Was die Entstehung des Nebenkerns aus dem Spindelrestkörper betrifft, so muss diese Möglichkeit ganz wegfallen, weil das Mitosom von Platner einen ganz anderen Körper vorstellt als einen Nebenkern. Die Möglichkeiten 2. und 3. lassen sich vielleicht jetzt in einem Satz zusammenfassen: Die Verdichtung der im Plasma liegenden, aus dem Kern entstandenen Mitochondrien.

Chromatin, Chromosomenbildung und Centrosom.

Wenn wir uns nun zu den Veränderungen im Chromatin wenden, welche im Laufe der Spermatogenese bei Blatta eintreten, so müssen wir die Bilder ins Auge fassen, welche uns die Teilung der Spermatogonien und die jungen Spermatocyten bieten.

Fig. 6—10 stellen die Teilung der ersten Spermatogonien vor, Fig. 11—15 die der zweiten, Fig. 16—21 die jungen Spermatocyten. Vergleichen wir diese drei senkrechten Reihen von Zeichnungen, so fällt uns der Parallelismus der verschiedenen Stadien ins Auge. So zeigen die drei Figuren 6, 11 und 16 im Grunde dasselbe Bild, d. h. der Kern ist durchzogen von einem Lininnetz, in dessen Knotenpunkten Chromatinkörnchen eingelagert sind. Der Unterschied der beiden (11 und 16) letzten Figuren besteht nur darin, dass sie mehr Chromatin enthalten als die erste. Ebenso stellen die Fig. 7, 12, 18 entsprechende Stadien vor, in dem das Chromatin sich in allen dreien zu Klumpen ansammelt. Im weiteren Verlauf bilden diese Klumpen die Chromosomen (Fig. 8, 13), die Zellen teilen sich und liefern im ersten Fall die zweiten Spermatogonien und im zweiten Fall die Spermatocyten I. Ordnung.

Bei dem letzten Vergleich habe ich nur zwei Zeichnungen angeführt (Fig. 8, 13) und die entsprechende Zeichnung der dritten Reihe (Fig. 19) weggelassen, da von diesem Zeitpunkt an

der Prozess in den Spermatocyten nicht mehr parallel mit den Spermatogonien weiter geht. Hier bilden sich keine Chromosomen aus, sondern es tritt ein Prozess ein, den ich früher als Verstäubung des Chromatins bezeichnet habe. Wenn also anfangs die Entwicklung der Spermatogonien und Spermatocyten parallel verläuft und bei den ersteren zur Chromosomenbildung und Teilung führt, bei den letzteren dagegen nicht, so scheint bei den letzteren nach dem Stadium mit den „tetradenähnlichen“ Gebilden die Teilung unterdrückt zu werden.

Eine solche Bildung von Chromatinklumpen, ohne darauf folgende Ausbildung von Chromosomen, wurde meines Wissens bei der Spermatogenese noch nie beschrieben, bei der Ovogenese liegt ein Analogon nur bei Dytiscus vor, nach der Darstellung Giardinas. In den Nährzellen von Dytiscus kommen echte Tetraden zustande, die aber später in kleine Körnchen auseinanderfallen und im ganzen Kern gleichmässig verteilt werden, ohne dass eine Teilung zustande kommt.

Eine ebensolche gleichmässige Verteilung des Chromatins im Kern beschreibt uns Lécaillon in den Nährzellen von Campodea und nennt diesen Vorgang „pulvérisation chromatique“. Meves (1895) nennt diese „Tetradenbildungen“ Pseudotetraden und vermutet darunter eine vorzeitige Reifeteilung (in den Ovocyten von Salamandra). Die Zellen degenerieren jedoch ohne Teilung.

Es wäre sehr wünschenswert alle diese Erscheinungen zu erklären und ich möchte deshalb unternehmen, dies vom Gesichtspunkt des Zusammenhanges zwischen Kern und Plasma zu versuchen. Wir müssen hierbei von der R. Hertwigschen Kernplasmarelation ausgehen. Nach dieser Theorie ist zur Teilung eine gewisse Kernplasmaspannung erforderlich. R. Hertwig (1903) sagt: „Jede Zellteilung setzt eine Kernplasmaspannung voraus, d. h. ein Missverhältnis zwischen Kernmasse und Plasmamasse zu Gunsten der letzteren, ein Missverhältnis, welches bei der Teilung ausgeglichen wird, indem die Substanzmasse des Mutterkerns auf die Masse der beiden Tochterkerne, also auf das Doppelte der ursprünglichen Masse heranwächst (l. c. S. 16).

Ein Beispiel für solche Teilungen bietet die Eifurchung, wo nach der ersten Teilung die Kernplasmaspannung noch nicht ausgeglichen ist, weshalb die Teilung weiter geht, bis die normale

Kernplasmarelation erreicht ist. Ich denke, dass zu diesem Beispiel auch unser Fall mit der Spermatogonienteilung herangezogen werden kann. Gewöhnlich wird bei der Spermatogenese beschrieben, dass nach wiederholter Spermatogonienteilung eine Ruhe- und Wachstumsperiode eintritt. Wie lässt sich diese Erscheinung erklären und weshalb muss die Zelle so bedeutend wachsen?

Die Antwort auf diese Frage gibt vielleicht auch die Hertwigsche (1905) Kernplasmatheorie: „wird auf dem kritischen Stadium durch schädigende Einflüsse die Teilung der Zelle unterdrückt, d. h. die Kernplasmaspannung ausgeglichen, ohne dass es zur Teilung kommt, dann muss durch erneutes Wachstum der Zelle — entsprechend der doppelten Grösse des Kerns auf das Doppelte der gewöhnlichen Teilungsgrösse der Zelle — der zur Teilung der Zelle nötige Grad der Kernplasmaspannung neu erzielt werden (l. c. S. 189).

Wie wir sehen, machen die jungen Spermatocyten von Blatta einen Teilungsversuch, indem sie tetradenartige Gebilde erzeugen, ähnlich wie in den Spermatogonien. Der Unterschied zu den Spermatogonien besteht nur darin, dass dort sich Chromosomen ausbilden und Teilung eintritt, während hier das Chromatin keine Chromosomen bildet, sondern verstäubt, die Teilung ist somit unterdrückt. Ein Grund hierzu ist nicht ersichtlich, jedoch offenbar vorhanden.

So trifft also die in dem Hertwigschen Zitat angeführte Grundbedingung bei Blatta zu; was die Forderung Hertwigs wegen des Wachstums der Zelle anbetrifft, so ist es aus jeder Spermatogenese bekannt, dass eine Wachstumsperiode eintritt.

Es findet ein Wachstum des Kerns statt, welches unter dem Namen „funktionelles Wachstum des Kerns“ bekannt ist.

Es beginnt ein lebhafter Stoffaustausch, die Zelle wächst, der Kern vergrössert sich und mit ihm wächst das Chromatin. Geht der Prozess so weiter, so tritt die Gefahr der Kernhypertrophie ein. Die Spermatocyten können in dieselbe Lage kommen wie Protozoen in „Depression“. In Wirklichkeit kommt es jedoch nicht so weit. Ebenso wie bei den Protozoen die funktionelle Kernhypertrophie durch Kernresorption vermieden werden kann, so erfolgt auch bei den wachsenden Spermatocyten eine Art von Chromatinresorption durch Ausscheidung der Mitochondrien.

Wir sehen in der Tat, dass die Ausscheidung der Mitochondrien nur sehr langsam und diffus von statten geht, solange die assimilatorische Tätigkeit der Zellen nur gering ist (Spermatogonien zwischen erster und zweiter Teilung, junge Spermatocyten). Mit der erhöhten Assimilation wird auch die Ausscheidung der Mitochondrien energischer.

Also erscheint Ausscheidung der chromatischen Substanz in Form von Mitochondrien als ein regulatorischer Vorgang zur Erhaltung der normalen Kernplasmarelation.

Nach der Mitochondrienbildung sind die Spermatocyten wieder teilungsfähig, und in der Tat tritt bald die erste Reifeteilung ein.

Lassen wir diese Erklärung des Zustandekommens der Mitochondrien gelten, so erscheinen diese nicht als eine besondere Art von Chromatin (Trophochromatin), sondern als ein überflüssiges Chromatin, das der Zelle schädlich ist. Die Ausscheidung der Chromidien bei der erhöhten Tätigkeit der verschiedenen Körperzellen von Ascaris, nach Goldschmidts Beschreibung, kann vielleicht ebenso erklärt werden, dass dort das überflüssige Chromatin aus dem Kern ausgeschieden wird, um ihn funktionsfähig zu erhalten.

Wenn der Spermatocyt von seinem überflüssigen Chromatin befreit ist, erfolgt die erste Reifeteilung. Wie bereits aus der früheren Beschreibung der Chromosomenbildung bekannt ist, findet hier eine Konjugation der Chromosomen statt, und zwar konjugieren sie „End to End". Dieser Vorgang verläuft also analog, wie Montgomery bei verschiedenen Insekten darstellte. Ein echtes Synapsisstadium, bei welchem das Chromatin auf einem Klumpen zusammengeballt liegt, während der übrige Kernraum leer erscheint, existiert, wie gesagt, bei Blatta nicht. Das Chromatin bildet hier eine gleichmässig färbbare, durch den ganzen Kern sich erstreckende Masse, aus der sich die Fäden differenzieren.

Man glaubt, dass im Synapsisstadium die väterlichen und mütterlichen Chromosomen konjugieren, indem sie sich parallel aneinanderlegen und bei einer der nächsten Teilungen wieder getrennt werden können. Einige Autoren, wie z. B. Schreiner,

sahen, dass zwei feine Fäden parallel nebeneinander laufen und glauben, dass so die Konjugation der Chromosomen zustande kommt. Da bei Blatta keine echte Synapsis existiert und ich keine parallel nebeneinanderliegende Fäden beobachtete, so glaube ich, dürfte es verständlich sein, dass die Chromosomen „End to End“ zu einem bivalenten Chromosom konjugieren, wie es Montgomery beschreibt. Die Längsspaltung bemerkt man verhältnismässig spät, erst im Bucketstadium. Bei der ersten Reifeteilung gehen die beiden Chromosomen, die ein bivalentes gebildet hatten, auseinander, und so haben wir es mit einer Reduktionsteilung zu tun. Das darauffolgende Ruhestadium verschleiert etwas die Sache in dem Sinn, dass man nicht entscheiden kann, ob die zweite Reifeteilung nach dem Längsspalt stattfindet, der bei der ersten Reifeteilung schon präformiert war. Die nach dem Ruhestadium auftretenden Chromosomen zeigen wieder einen Längsspalt, und die zweite Reifeteilung ist also eine Äquationsteilung. Wenn man diesen Umstand von dem Gesichtspunkte der Individualitätslehre der Chromosomen betrachtet, so muss man diesen Längsspalt für denselben erklären, wie den früheren. Ob das in der Tat der Fall ist, möchte ich nicht entscheiden. Das „accessorische Chromosom“ ist bei der zweiten Reifeteilung von den anderen nicht zu unterscheiden und teilt sich wie sie durch eine Äquationsteilung.

In den Spermatocyten bemerkt man gewöhnlich einen kleinen dunklen Punkt im Kern, welcher später verschwindet. Ich glaube nicht, dass wir es hier mit einem „accessorischen Chromosom“ zu tun haben, da dieser Punkt in allen jungen Spermatiden zu bemerken ist, während in den fast reifen Spermatocyten dieser Punkt nie zu finden ist.

Zum Schluss bleiben mir nur noch wenige Worte über das Centrosom zu sagen. Nachdem Goldschmidt bei Zoogonus gezeigt hat, dass sich das stäbchenförmige Centrosom zu einem kugeligen umbildet, kann kein Zweifel mehr sein, dass auch die anderen, ähnlich gebildeten Formen, wie z. B. V-förmige Gebilde, keine Centriolen sind, sondern Centrosomen.

Wie ich erwähnte, sind in den jungen Spermatocyten bei Blatta, gleich nach der letzten Spermatogonienteilung, zwei kleine

punktförmige Centrosomen zu treffen. Auf den nächstfolgenden Stadien erscheint das Centrosom als ein einziges stark vergrössertes Korn. Wahrscheinlich findet hier die Verschmelzung der beiden früheren punktförmigen Centrosomen statt.[1]) Später treten zwei V-förmige Centrosomen auf. Obwohl ich sehr viel Mühe darauf verwandte, ihre erste Entstehung zu verfolgen, gelang es mir nicht. Selbstverständlich kann es nur zwei Möglichkeiten geben; die V-förmigen Centrosomen entstehen entweder aus den kugelförmigen oder sie entstehen de novo. Ich neige mich mehr der ersten Möglichkeit zu, denn spielte das punktförmige Centrosom später keine Rolle und ginge es zugrunde, warum bleibt es dann so lange erhalten? Allerdings sah ich öfters zwei V-förmige Centrosomen dem Kern so unmittelbar anliegen, dass die Kernmembran nicht zu unterscheiden war und glaubte deshalb an eine Entstehung der Centrosomen aus dem Kern. Da ich sie aber im Kern selbst nie beobachtete, halte ich ihre Entstehung aus dem punktförmigen Chromosom für wahrscheinlicher. Das weitere Schicksal der Centrosomen habe ich schon früher beschrieben und will es hier nicht wiederholen.

Sehr beachtenswert ist Koltzoffs Erklärung der verschiedenen Formen des Centrosoms. Nach Koltzoff sind die punktförmigen, stäbchenförmigen und V-förmigen Centrosomen harte Gebilde, während im kugelförmigen Centrosom ein flüssiger Zustand dominiert. Mir scheint dieser Deutung sehr geeignet um die verschiedenen Formen des Centrosoms zu erklären.

Zusammenfassung.

1. In den Spermatogonien und jungen Spermatocyten ist ein Nucleolus von doppelter Struktur. Das Centrosom in den Spermatogonien ist punktförmig.
2. Die jungen Spermatocyten machen einen Teilungsversuch, der unterdrückt wird, dann tritt die Wachstumsperiode ein.

[1]) Deutet der Umstand, dass hier gleich zwei Centrosomen auftreten, nicht darauf hin, dass hier eine Teilung stattfinden sollte, welche, wie wir sahen, unterdrückt wird?

3. Die erste Reifeteilung ist Reduktionsteilung; das „accessorische Chromosom“ geht ungeteilt in eine der Spermatocyten II. Ordnung über. Die Centrosomen sind V-förmig.
4. Die zweite Reifeteilung ist Äquationsteilung. Das „accessorische Chromosom“ teilt sich wie die anderen Chromosomen. Die Centrosomen sind stäbchenförmig.
5. Die Spermatiden und Spermatozoen mit und ohne „accessorisches Chromosom“ sind nicht voneinander zu unterscheiden.
6. Die Mitochondrien entstehen aus chromatischer Substanz, die aus dem Kern ausgeschieden wird; sie sind überflüssiges Chromatin, nicht Trophochromatin.
7. Die Mitochondrienabsonderung geschieht zuerst diffus an der ganzen Kernoberfläche, später aus dem Nucleolus. Sie bilden in den Spermatiden den Nebenkern.
8. Das „accessorische Chromosom“ entsteht aus dem Nucleolus und muss als ein Chromosom aufgefasst werden, das zum Untergang bestimmt ist.
9. Befruchtung mit „accessorischem Chromosom“ ergibt Weibchen ohne „accessorisches Chromosom“ — Männchen (Zahl der Chromosomen in den Spermatogonien 23, in den Ovogonien 24).
10. Die Befruchtung ohne „accessorisches Chromosom“ kann als Übergang zur Parthenogenese aufgefasst werden.

München, August 1906.

Literaturverzeichnis.

Benda, C.: Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Verh. Physiol. Ges. Berlin. Jahrg. 1898—1900.

Derselbe: Die Mitochondria. Merkel und Bonnet, Ergebnisse. Bd. XII, 1902.

Bouin, P. et M.: Sur la présence et l'évolution des formations ergastoplasmiques dans les cellules séminales de Lithobius forficatus. Bibliogr. anatomique. T. VII, 1899.

Ebner, V.: Über die Teilung der Spermatocyten bei den Säugetieren. Sitzungsber. d. k. Akademie d. Wiss. Wien., Math.-nat. Klasse, Bd. CVIII. Abt. III, 1899.

v. Erlanger: Spermatogenetische Fragen III. Zoolog. Zentralblatt. Jahrgang IV, 1897.

Giardina, A.: Origine dell'ovcite e delle cellule nutrici nel dytiscus. Intern. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol., Bd. XVIII, 1901.

Goldschmidt, R.: Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zoolog. Jahrb., Abt. Ont., T. 21, 1904.

Derselbe: Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus Lss. Zool. Jahrb. Ontog., T. 21, 1905.

Gross, J.: Die Spermatogenese von Syromastes marginatus. Zool. Jahrb., Anat. Ontog., Bd. XX, 1906.

Hartmann, M.: Studien am tierischen Ei. Zool. Jahrb., Vol. 15, Anat., 1902.

Hertwig, R.: Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abh. d. k. bayer. Akad. d. Wiss., II. Kl., Bd. XIX, 1898.

Derselbe: Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistena, Bd. I, 1902.

Derselbe: Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Sitzungsbericht d. Morph. u. Phys. Ges. München, 1903.

Derselbe: Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. d. Deut. Zoolog. Ges., 1905.

Henking, H.: Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. II. Über Spermatogenese und deren Beziehung zur Entwicklung bei Pyrrhocoris apterus. Zeitschr. f. w. Zoolog., Bd. 51, 1891.

Koltzoff: Studien über die Gestalt der Zelle. Arch. f. m. Anat., Bd. 67, 1906.

Korschelt, E. und Heider, K.: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil, I. u. II. Lief., 1902.

Lécaillon, A.: Recherches sur la structure et le développement postembryonnaire de l'ovaire des insectes. II. Campodea Staphylinus. Bull. Soc. Ent. France, Paris 1900, No. 7.

Mc Clung: The Spermatocyte Divisions of the Acrididae. Bull. Univ. Kansas, 9, 1900.

Derselbe: The accessory Chromosome — sex Determinant? Biol. Bull. 3, 1902.

Mc Gill, C.: The Spermatogenesis of Anax junins. The Univers. of Missouri Studies, Vol. II, 1904.

Meves, F.: Über eigentümliche mitotische Prozesse in jungen Ovocyten von Salamandra maculosa. Anat. Anz., Bd. X, 1895.

Derselbe: Über den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. m. A., Bd. 56, 1900.

Montgomery, Th.: A study of the Chromosomes of the germ. cells of Metazoa. Transac. of the Americ. Philosoph. Soc., Vol. 20, 1901.

Derselbe: The Spermatogenesis of Syrbula and Lycosa, with General Considerations upon Chromosome Reduction and the Heterochromosomes. Proc. of the Acad. of Natural Sc. of Philadelphia, February 1905.

Moore and Robinson: On the behaviour of the nucleolus in the Spermatogenesis of Periplaneta americana. Quart. J. of Micr. Sc., Vol. 48, 1905.

Paulmier, F. C.: The Spermatogenesis of Anasa tristis. Journal of Morf., T. XV, Suppl. 1899.

de Sinéty, R.: Recherches sur la Biologie et l'Anatomie des Phasmes. La Cellule, 1901.

Sutton: The Spermatogonial Divisions in Brachystola magna. Bull. Univ. Kansas, 9, 1900.

Stevens, N. M.: Studies in Spermatogenesis with especial Reference to the „Accessory Chromosome". Publisehed by the Carnegie Institution of Washington, Septemher 1905.

von la Valette St. George. Spermatologische Beiträge. Zweite Mitteilung. Arch. f. m. A., T. 27, 1886.

Wallace, L. B.: The accessory chromosome in the Spider. Anat. Anz., 18, 1900.

Wilson, E. B.: Studies on chromosomes I. The behaviour of the idiochromosomes in Hemiptera. Journ. Exper. Zoöl., Vol. II, Nr. 3, 1905.

Derselbe: Studies on chromosomes II. The paired microchromosomes, idiochromosomes and heterotropie chromosomes in Hemiptera. Ibd. Vol. II, Nr. 4, 1905.

Derselbe: Studies on chromosomes III. The sexual differences of the chromosomes-groups in Hemiptera, with some considerations of the determination and inheritance of sex. Ibd. Vol. III, Nr. 1, 1906.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I—III.

Sämtliche Figuren sind mit dem Abbéschen Zeichenapparat auf der Objekttischhöhe entworfen. Alle Zeichnungen sind bei derselben Vergrösserung App. Öl-Imm. 1,5 und Komp.-Ok. 12 ausgeführt. Die Fixierungsmethode und Färbung sind bei jeder Zeichenerklärung angegeben.

Fig. 1 u. 2. Erste Spermatogonien im Ruhestadium. Flemming. Eisenhämat.

Fig. 3 u. 4. Äquatorialplatte und Spindel der ersten Spermatogonien. Flemming. Eisenhämat.

Fig. 5 u. 5a. Äquatorialplatte eines Ovogoniums. Flemming. Magenta-Pikrin-Indigokarmin.

Fig. 6. Erstes Spermatogonium im Ruhestadium. Flemming. Eisenhämat.

Fig. 7 u. 8. Erste Spermatogonien auf Vorbereitungsstadien zur Teilung. Flemming. Magenta-Indigokarmin.

Fig. 9 u. 10. Äquatorialplatte und Spindel von ersten Spermatogonien. Flemming. Magenta usw.

Fig. 11. Zweites Spermatogonium im Ruhestadium. Flemming. Magenta.

Fig. 12 u. 13. Zweite Spermatogonien auf Vorbereitungsstadium zur Teilung. Flemming. Magenta.

Fig. 14 u. 15. Äquatorialplatte und Spindel von zweiten Spermatogonien. Flemming. Magenta.

Fig. 16 u. 17. Spermatocyten I. Ordnung nach der letzten Vermehrungsteilung. Flemming. Magenta.

Fig. 18. Spermatocyte I. Ordnung mit „Tetradenähnlichen" Gebilden. Flemming. Eisenhämat.

Fig. 19. Spermatocyten I. Ordnung. Anfang der Verstäubung des Chromatins. Flemming. Eisenhämat.

Fig. 20. Spermatocyten I. Ordnung. Weitere Verstäubung. Flemming. Magenta.

Fig. 21 u. 22. Spermatocyten I. Ordnung. Chromatin ganz verstäubt. Flemming. Eisenhämat.

Fig. 23. Spermatocyte I. Ordnung. Chromatin beginnt einen Faden zu bilden. Flemmig. Magenta.

Fig. 24. Spermatocyte I. Ordnung. Chromatin in Form eines Fadens. Flemming. Eisenhämat.

Fig. 25 u. 26. Spermatocyten I. Ordnung. Kleiner Nucleolus beginnt seine Tätigkeit. Flemming. Eisenhämat.

Fig. 27. Spermatocyte I. Ordnung. Grosser Nucleolus beginnt seine Tätigkeit. Flemming. Eisenhämat.

Fig. 28 u. 29. Spermatocyten I. Ordnung. Mitochondrien bilden Faden. Nucleolus in voller Tätigkeit. Flemm. Eisenhämat.

Fig. 30. Spermatocyte I. Ordnung. Bucket-Stadium. Zwei U-förmige Centrosomen. Sublimat, Eisenhämat.

Fig. 31. Spermatocyte I. Ordnung. Bucket-Stadium. Ende der Tätigkeit des Nucleolus. Flemming. Eisenhämat.

Fig. 32—35. Spermatocyten I. Ordnung. Umbildungen des Nucleolus. Flemming. Magenta.

Fig. 36. Spermatocyte I. Ordnung. Nucleolusreste in Form zweier Körperchen. Flemm. Magenta.

Fig. 37. Spermatocyte I. Ordnung. Chromatische Schleifen konjugiert. „End to end." Flemm. Magenta.

Fig. 38—40. Spermatocyten I. Ordnung. Chromosomenbildung. Flemming. Magenta.

Fig. 41. Spermatocyte I. Ordnung. Fadenförmige Mitochondrien. Flemming. Eisenhämat.

Fig. 42. Spermatocyte I. Ordnung. Erste Reifungsspindel mit Mitochondrien. Flemming. Eisenhämat.

Fig. 43. Spermatocyte I. Ordnung. Erste Reifungsspindel mit „accessorischem Chromosom" und V-förmigen Centrosomen. Flemm. Magenta.

Fig. 44. Spermatocyte I. Ordnung. Äquatorialplatte der ersten Reifungsspindel. Flemm. Magenta.

Fig. 45. Spermatocyte I. Ordnung. Das „accessorische Chromosom“ zeigt seine doppelte Natur. Flemm. Magenta.

Fig. 46. Spermatocyte II. Ordnung im Ruhestadium. Die Centrosomen sind stäbchenförmig. Sublimat, Eisenhämat.

Fig. 47. Spermatocyte II. Ordnung im Ruhestadium. Mitochondrien umgeben den Kern. Flemming. Eisenhämat.

Fig. 48 u. 49. Spermatocyten II. Ordnung. Bildung der längsgespaltenen Chromosomen. Flemm. Eisenhämat.

Fig. 50. Spermatocyte II. Ordnung. Chromosomen in Form der Dyaden. Flemming. Eisenhämat.

Fig. 51. Spermatocoyte II. Ordnung. Äquatorialplatte der zweiten Reifungsteilung mit zwölf Chromosomen. Flemm. Eisenhämat.

Fig. 52. Spermatocyte II. Ordnung. Äquatorialplatte der zweiten Reifungsteilung mit elf Chromosomen.

Fig. 53. Spermatocyten II. Ordnung. Zweite Reifungsspindel. Flemming. Eisenhämat.

Fig. 54. Spermatocyten II. Ordnung. Zweite Reifungspindel mit stäbchenförmigen Centrosomen. Flemm. Magenta.

Fig. 55. Spermatide mit Nebenkern. Flemming. Eisenhämat.

Fig. 56—62. Spermatiden. Verschiedene Stadien der Umwandlung in Spermatozoon. Flemming. Eisenhämat.

Fig. 63. Reifes Spermatozoon. Flemming. Eisenhämat.

Aus dem zoologischen Institut in München.

Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix.

Mit Anhang:

Zu der Frage nach dem Spermatozoendimorphismus bei Paludina vivipara.

Von

Methodi Popoff.

Hierzu Tafel IV—VIII und 1 Textfigur.

Inhalt:

I. Einleitung. — Untersuchungsmethoden.

II. Entstehung und Anatomie des Ovars.

III. Chromatinveränderungen im Kern: Keimepithel, Follikelzellen, Ovogonien, leptotene, synaptene, pachytene, diplotene, dictyéne Kerne. Ausbildung der Chromosomen, Tetraden, Richtungskörper.

IV. Nucleolusfrage. Plastin- und Chromatinnucleoli, — Doppelnucleoli.

V. Veränderungen im Plasma: Chromidien, Dotterbildung.

1. Eier von Paludina. a) Erste Periode: Veränderungen im Plasma vor der Dotterbildung; b) zweite Periode: Vermehrung der Chromidien, — Dotterbildung.
2. Männliche Geschlechtszellen von Paludina: Erste Entstehung der Chromidien.
3. Männliche Geschlechtszellen von Helix pomatia. Chromidien. Chromidialfädchen, Pseudochromosomen, Nebenkern. Schicksal der Chromidien und des „Nebenkernes" bei der Spermienhistogenese. — Kopsch'sche und Sjövall'sche Osmiumsäure Methoden: Gangliennetze und Chromidien bei Helix.
4. Weibliche Geschlechtszellen von Helix pomatia: Erste Entstehung der Chromidien.

VI. Allgemeiner Teil.

1. Allgemeiner Überblick auf den ganzen Eibildungsvorgang. — Gemeinsame Momente mit der Ovogenese bei den Säugetieren. — Umbildungsvorgänge des Chromatins. — Synapsisstadium. — Bildung der Tetraden. — Wachstumsperiode. — Auflösung der Chromatinschleifen. — Individualitätshypothese der Chromosomen.
2. Chromidien bei Paludina und Helix. — Entstehung: enger Zusammenhang zu dem Kern. — Deutungsmöglichkeiten. — Die Chromidien als Kernprodukt. — Allgemeiner Überblick. — Befunde am Helix: Chromidien=Mitochondria=Pseudochromosomen=Nebenkern (Archo-

plasma, Sphère attractive, Idiozom etc.). — Ähnlichkeit mit den Osmiumnetzen bei den Ganglienzellen. Bedeutung der Chromidien: Auffassung Goldschmidts. — R. Hertwigs. — Einblick in die Physiologie der Zelle. — Das Chromatin als Vererbungsträger. — Sommatische und Geschlechtszellen. — Reifungserscheinungen. — Resumé.
VII. Anhang: Zu der Frage nach dem Spermatozoendimorphismus bei Paludina vivipara.

Einleitung.

Die vorliegende Untersuchung über die Eientwicklung von Paludina vivipara sollte auch mit dem genaueren Verfolgen der Befruchtungsprozesse bei denselben vervollständigt werden. Durch diesen letzten Teil der Arbeit hoffte ich in der Frage nach der Bedeutung der beiden Spermienarten, wie sie in den Hoden von Paludina vorkommen, nähere Aufschlüsse zu bekommen. Und in der Tat, nachdem die Untersuchungen von Meves die grossen Unterschiede, welche in der Spermiogenese der beiden männlichen Geschlechtszellarten vorkommen, aufgeklärt haben, ist die Frage nach deren biologischen Bedeutung in den Vordergrund getreten. Für die endgültige Entscheidung derselben konnten nur die Befruchtungsstadien Aufschluss geben. Im Laufe der Arbeit hat sich aber gezeigt, dass diese Stadien bei Paludina ausserordentlich selten und daher schwer zu bekommen sind. Dieser Umstand ist auch die Ursache für die Unvollständigkeit dieses Teils meiner Arbeit. Trotzdem die von mir in dieser Richtung gesammelten Tatsachen für die endgültige Entscheidung der Frage nicht ausreichen, enthalten sie aber manche neue Beobachtungen, bezw. manche Bestätigung von solchen schon von anderen Autoren nebenbei gemachten. Ich lasse sie daher als Anhang zu dieser Arbeit folgen.

Neben der Eientwicklung fand eine eingehende Besprechung die Chromidialfrage, welche durch die Arbeiten R. Hertwigs begründet und angeregt eine grosse Bedeutung in der Cytologie bekommen hat und Ausgangspunkt für wichtige cytologische Arbeiten geworden ist.

An dieser Stelle möchte ich nicht versäumen, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Richard Hertwig für die Anregung zu dieser Arbeit und für seine Unterstützung während derselben, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Ich erfülle eine angenehme Pflicht, wenn ich dem Herrn Privat

dozenten Dr. Richard Goldschmidt, für die vielen Ratschläge und für das stets grosse und gütige Interesse, welches er an meiner Arbeit nahm, meinen herzlichsten Dank sage.

I. Untersuchungsmethoden.

Indem ich die eingehende Besprechung der Gewinnung des Materials und die daran anknüpfenden biologischen Beobachtungen an Paludina, in dem Anhang der Arbeit bringe, werde ich mich hier nur auf die angewandten Untersuchungsmethoden beschränken. Es waren Ovarien von Tieren in verschiedenem Alter und in verschiedenen Jahresperioden: Frühling, Sommer und Herbst fixiert, um möglichst alle Stadien der Eientwicklung zu bekommen. Zur Fixierung wurden hauptsächlich und mit sehr gutem Erfolg, die von Zencker, Petrounkewitsch und Flemming vorgeschlagenen Gemische angewandt. Besonders gut haben sich die beiden ersten bewährt. Die Fixierung mit Flemmingschem Gemisch gab bei Paludina ausgezeichnete Resultate für die Kerne, aber das Plasma wurde, wegen des hohen Fettgehaltes zu stark geschwärzt. Besonders günstig hat sich dagegen die Flemmingsche Flüssigkeit für Helix erwiesen; fast alle Beobachtungen bei diesem Tier sind an solchen Präparaten gemacht. Seltener habe ich auch die Hermannsche Flüssigkeit, reines konzentriertes Sublimat, Sublimat-Alkohol usw. angewandt. Die meisten Bilder für die Chromatinumwandlungen sind von Präparaten, welche mit der Eisenhämatoxylinmethode nach Heidenhain gefärbt waren, entnommen. Als Kontrollfärbungen, besonders für die Nucleolusfrage wurden ausserdem noch die Delafieldsche Hämatoxylinfärbung, Hämatoxylin-Eosin, Hämatoxylinsäurefuchsin, die zweifache Flemmingsche Färbung, die Berlinerblau Methode, Boraxkarmin, die Gentiana-violett Färbung usw. angewandt.

Gute Dienste haben mir auch die mit Borax-Karmin gefärbten und in Nelkenöl untersuchten Zerzupfungspräparate erwiesen. Beim Schneiden benutzte ich eine Schnittdicke von 5—10 μ und Aufkleben mit Wasser. Die meisten Bilder sind wegen der ausserordentlichen Kleinheit der Zellen bei einer Vergrösserung mit 2 mm approchrom. Öl-Immersion Leitz und Komp.-Okul. 18, bei Tubuslänge 170 mm, auf der Höhe des Mikroskoptisches mit dem Abbéschen Zeiss Zeichenapparat entworfen. Wo eine andere

Vergrösserung in Anwendung gekommen ist, wird an Ort und Stelle angegeben werden.

II. Entstehung und Anatomie des Ovars.

Nachdem ich mit dem Studium der Wachstumsveränderungen der Eier schon fertig war, wollte ich durch eigene Beobachtungen auch über die erste Anlage der Geschlechtsdrüse meine Arbeit vervollständigen. Ein Teil von den dazu nötigen Präparaten war auch schon fertig, als die umfangreiche und eingehende Arbeit von H. Otto und C. Tönniges (06) über die Entwicklung von Paludina vivipara erschien, in welcher H. Otto auch die Anlage und die weitere Entwicklung der weiblichen Geschlechtsdrüse behandelte. Bei dieser Sachlage und angesichts der Tatsache, dass dasselbe Thema auch von v. Erlanger und Drummond untersucht ist, und dass alle, mit kleinen Unterschieden (v. Erlanger) zu denselben Resultaten gekommen sind, sah ich von einer erneuten Untersuchung ab, die in dem Umfang, in welchem ich sie speziell für die mich interessierende Frage auszuführen gedachte, kaum etwas neues mehr versprach. Darum werde ich im folgenden die Entwicklung des Ovars hauptsächlich auf Grund der Untersuchungen Ottos kurz schildern.

Die erste Anlage der Gonade findet noch in den Uterusembryonen statt und zwar nachdem die Niere und das Herz sich schon angelegt haben. „Sie (die erste Anlage der Gonade) erfolgte ebenfalls als solide Wucherung im linken Pericardteile, dorsal und dicht neben der linken Nierenanlage und dem Leberrande angelagert, eine Lage, die sie stets beibehält. Die anfangs aus wenigen Zellen bestehende Wucherung vergrössert sich durch schnelle Vermehrung ihrer Zellen zu einem ansehnlichen Zellstrang, der stets an Ausdehnung zunehmend, sich längs der Leber hinschiebt. Er bleibt auch in steter Verbindung mit der eng benachbarten linken Niere und erfährt wie sie, dieselbe Verlagerung auf der rechten Seite des Tieres“ (H. Otto und C. Tönniges, p. 465). Zu gleichen Resultaten ist auch J. H. Drummond gekommen, nur dass sie die erste Anlage der Gonade auf ein späteres Stadium verlegte: „Dorsal ist das Pericard eingeengt zu einem Punkt neben der Leber, und hier ist eine Wucherung (Proliferation) von Zellen im Entstehen begriffen, welche die Anlage der Gonade ist.“ (Zitiert nach

Otto und Tönniges, p. 466). v. Erlanger (91) beschreibt die erste Anlage der Gonade auch als eine Ausstülpung der Herzbeutelwand. Eine Diskussion der kardinalen Differenzpunkte, die sich in der Auffassung des Zellkomplexes, der die erste Anlage des Pericards darstellt, würde zu weit führen. Ich verweise über alle diese Fragen an die schon erwähnten Arbeiten von H. Otto und C. Tönniges, J. H. Drummond, v. Erlanger. Ich möchte nur kurz bemerken, dass sowohl v. Erlanger wie auch H. Otto und C. Tönniges trotz den tiefgreifenden prinzipiellen Unterschieden, die Zellanlage des Pericards als eine sekundäre Leibeshöhle (Coelom) auffassen und „dass damit die Geschlechtsdrüse dasselbe Verhältnis zeigt wie die Geschlechtsdrüse der Anneliden zum Peritoneum des Coeloms . . . .“ (Otto).

Während aber nach Erlangers Angaben das Coelom eine Ausstülpung des Darmes darstellt, d. h. denselben Bildungsprozess wie man ihn bei vielen Tierklassen (Chaetopoden, Echinodermen, Vertebraten etc.) findet, aufweist, bildet es sich nach Otto und Tönniges zuerst als eine kompakte Zellenanlage aus, welche von eingewanderten Ektodermzellen ihren Ursprung nimmt. Letzterer Bildungsprozess würde seinen Analogon in nur noch einigen anderen Molluskenarten finden.

Nach diesen Bemerkungen lasse ich gleich die Beschreibung des Ovars selbst folgen. Das Ovar zieht sich wie ein feines nur $^1/_2$—1 mm dickes Rohr an der, der Columella zugekehrten Seite der Leber vom Receptaculum seminis bis zu deren Spitze hin. Bei manchen Tieren habe ich bemerkt, dass von der Mitte des Ovars sich ein Ast abzweigt, der mit dem Ovarialrohr einen spitzen Winkel bildet und sich zu dem oberen Teil der Eiweissdrüse begibt, wo er, ohne in sie einzumünden, blind endet. Dieser ziemlich lange Ovarialast, der nur in seltenen Fällen zu finden ist, ist ganz mit normal entwickelten Eiern erfüllt. Das Ovar ist mit einer dünnen strukturlosen Membran umhüllt, an die nach aussen hin eine dünne Schicht faserigen Bindegewebes angrenzt. Diese Schicht, die sich der Länge nach am Ovar hinzieht, verdickt sich an seinem vorderen Teil in der Nähe vom Ovidukt beträchtlich, indem auch einige Muskelfaserchen auftreten. In der Bindegewebeschicht, welche die Umhüllung des Ovars bildet, sind überall platte, längsausgezogene Kerne verstreut, die mit kleinen Chromatinbröckchen erfüllt sind. Das Ovar ist mit

seiner Umhüllung in einem weitmaschigen Bindegewebe eingelagert. Nach dem Lumen des Ovars zu ist die ganze Ovarialwand mit einem einschichtigen Epithel ausgekleidet, das eine fast kubische Form besitzt. Diese Schicht ist als Keimepithel anzusehen, weil von ihr die Differenzierung der Ureier und der Follikelzellen ausgeht: eine scharf begrenzte Keimungszone existiert nicht. Vielmehr können die Eianlagen an den verschiedensten Stellen des Ovarialrohres liegen. Ganz am unteren Teile des Ovars, in der nächsten Nähe des Oviduktes, nehmen die Zellen an Breite ab und bekommen dadurch eine mehr ausgesprochene zylindrische Form. Dieser Teil des Ovars nimmt keinen Anteil an der Eibildung.

III. Chromatinveränderungen im Kern.

Tafel IV, V u. VI.

Keimepithel.

Tafel IV.

Sehr vorteilhaft für das Studium des Keimepithels sind die mit Borax-Karmin gefärbten und im Nelkenöl zerzupften Präparate. Bei guter Zerzupfung bekommt man isolierte Zellen, die eine längliche, unregelmässig konturierte Form aufweisen (Fig. 2). Der Plasmaleib bildet eine dünne Hüllschicht des Kerns, deren Dicke an den beiden ausgezogenen Enden der Zelle zunimmt. Besonders interessante Formen sind an den Kernen zu beobachten. Die gewöhnliche Kernform ist die längliche, sehr oft findet man aber auch gelappte Kerne, welche zwei, drei eventl. auch mehr Lappen besitzen (Fig. 3). In den Zerzupfungspräparaten bemerkt man, wie manchmal ein Lappen mit nur sehr schmalem Hals an dem Kern hängt. Die gelappte Kernform ist schon oft, auch in den Keimepithelien anderer Tiere beobachtet, so z. B. von Meves (03) in den Spermatogonien von Paludina, an denen ich mich selbst über die grosse Ähnlichkeit mit den in dem Ovar vorkommenden Formen überzeugen konnte; dann in den Keimzellen von verschiedenen Amphibien (Nussbaum, Meves (96) u. a.), in den Keimzellen (noyaux protobroques b) der Säugetiere (Winiwarter (00), usw. Wie bekannt, hatte Nussbaum diesen Kernformen grosse Bedeutung beigemessen und aus ihnen auch eine direkte Kern- und Zellteilung geschlossen. Mit der Deutung dieser Kernform stimme ich im Gegensatz zu Nussbaum mit

Meves überein, dass sie in gar keiner Beziehung zur Teilung stehen. Ich sehe in derselben nur den Ausdruck von funktionellen Zuständen des Kernes, und das um so mehr, als die gelappte Kernform sehr regelmässig auch in den Leberzellen von Paludina vorkommt. Auffallend in diesem Stadium ist das öftere Auftreten von degenerierenden Zellen. Dieselben lösen sich von der Ovarialwand ab und kommen im Lumen des Ovars zu liegen.[1] Teilungen der Keimzellen sind besonders oft in den Ovarien von noch ganz jungen Tieren zu beobachten. Sie lassen sich schwer von den Mitosen gewöhnlicher Gewebszellen unterscheiden. Bemerken möchte ich nur, dass in mitotischen Zellen die Zahl der Chromosomen 14 beträgt. Sie stimmt mit der Zahl überein, welche von Meves an Gewebszellen und Spermatogonien, wie auch von mir an Furchungszellen und Leberzellen von Paludina festgestellt ist. Mit ausserordentlicher Deutlichkeit und sehr leicht zu konstatieren ist diese Zahl besonders in den ersten Furchungsstadien (Fig. 61, Taf. VI), wo die Zellen gross sind und die Chromosomen lange schleifenähnliche Form haben.

Das Chromatin ist in den Keimzellen in kleinen Bröckchen auf dem feinen achromatischen Netz verteilt. Es sind ein bis zwei, eventl. auch mehrere Nukleolen vorhanden, welche öfters von den grösseren Chromatinklümpchen schwer zu unterscheiden sind.

Follikelzellen.

(Taf. IV, Fig. 1).

Ausser Eizellen enthält das Epithel des Ovarialrohrs noch Zellen, welche den Follikel zu bilden bestimmt sind; sie sind zunächst von den Keimzellen kaum zu unterscheiden. Später ist dieser Unterschied leichter festzustellen, da die Follikelzellen sich an die Oberfläche der schon ziemlich stark ausgewachsenen Ovocyten dicht anschmiegen und dadurch eine abgeplattete und längliche Form annehmen. Gleichzeitig damit nimmt auch der in den jungen Follikelzellstadien ovale Kern eine längliche Form an. Das Chromatin ist in sehr kleinen Körnchen überall auf das Liningerüst des Kernes verstreut. Dieses Verhalten des Chromatins ist eines der Hauptmerkmale der Follikelzellen.

[1]) Näheres über die Deutung der gelappten Kerne siehe in meiner Arbeit „Depression der Protozoonzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen" (Archiv f. Protistenkunde 1907). Zusatz bei der Korrektur.

Dagegen fehlt eine dritte, bei Gasteropoden meist vorhandene Kategorie von Zellen, die Nährzellen. Nachdem ich mich eingehend über die Charaktere, das Auftreten und das Aussehen der Nährzellen bei Helix orientiert habe, kann ich das mit Bestimmtheit betonen. Die Nährzellen wären in dem Ovar von Paludina überflüssig gewesen, weil, wie ich später auch zu schildern habe, eine ausserordentlich grosse Zahl von den in Entwicklung

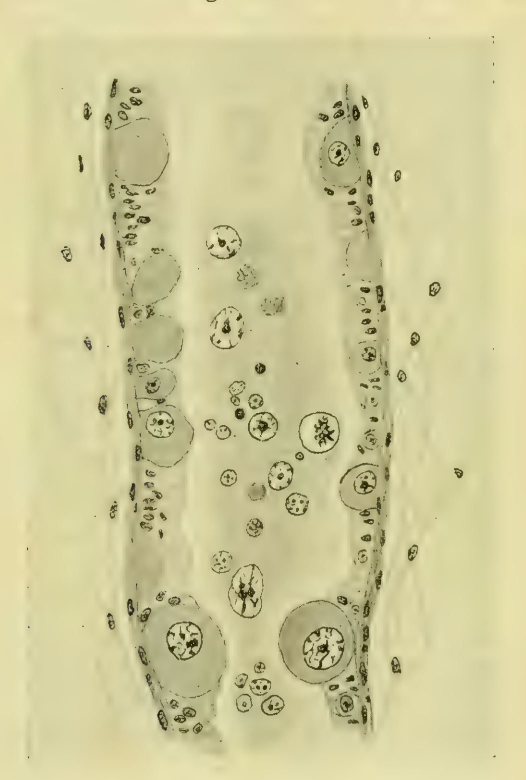


Fig. 1.
(Objekt. 3, Okul. 8, Tubuslänge 170.)

begriffenen Eiern degeneriert, und nur eine sehr geringe Zahl zur Reifung gelangt. Die degenerierten Eier lösen sich von der Wand des Ovars ab und fallen in dessen Lumen, wo das Plasma allmählich in eine breiähnliche Masse zerfällt (Textfig. 1). In dieser Weise sind die wachsenden Eier fast stets von einer Nährflüssigkeit umspült. Die Zahl der zerfallenen, im Ovariallumen liegenden Eier ist bei den jungen Ovarien am geringsten.

Ovogonien.

(Taf. IV, Fig. 4—12).

Die Differenzierung der Ovogonien (Ureier) aus dem Keimepithel wird eingeleitet mit Verdichtung des Chromatins zu grösseren Klümpchen und durch seine Verlagerung gegen die Peripherie der Zelle, was dieselbe lichter erscheinen lässt. Gleichzeitig tritt auch das achromatische Netzwerk deutlicher hervor. Es ist von sehr feinen, sich in verschiedener Richtung durchkreuzenden Lininfäden gebildet. An manchen Stellen bemerkt man, wie das Chromatin in dicke, plumpe Fortsätze auf das Liningerüst hinströmt. In dem Kern sind zwei bis drei Nukleolen zu bemerken; Kerne mit einem einzigen Nukleolus sind selten. Der Kern hat kaum an Grösse zugenommen. Im allgemeinen sind bei allen Chromatinumwandlungen bis zu der Hauptwachstumsphase [1]) die Grössendifferenzen der Kerne, zweier aufeinander folgenden Stadien so gering, dass man sie kaum merken kann; um die langsame Grössenzunahme festzustellen, ist es nötig, zwei in der Entwicklung weit von einander stehende Stadien zu vergleichen. Bei den Ovogonien ist auch die gelappte Kernform sehr oft zu finden. Bevor ich zu der Schilderung der Ovogonienumwandlungen eingehe, will ich hier kurz auch einiges über deren Teilung berichten.

Vor der Teilung nimmt der Kern eine mehr rundliche Form an, das Chromatin beginnt auf das Liningerüst überzuströmen (Fig. 5). Durch weitere Verdichtung des Chromatins (Fig. 6) kommen wir zu dem Stadium, wo die durch feine Lininfäden miteinander verbundenen Chromosomen (14) schon ausgebildet sind (Fig. 7). In Fig. 7 ist neben den Chromosomen ein rundlicher Körper mit schwarzen Rändern und grau gefärbtem Zentrum zu sehen: das ist der Rest eines Nucleolus In der Metaphase, Anaphase und der Telophase ist kein Nucleolus mehr zu bemerken. In einzelnen Chromosomen der Aequatorialplatte (Fig. 8) ist der Länge nach eine undeutliche, verschwommene

[1]) In der Ovogenese .von Paludina sind die drei bekannten, noch von O. Hertwig (90) aufgestellten Perioden zu unterscheiden: die Vermehrungs-, die Wachstums- und die Reifungsperiode. Die Wachstumsperiode zerfällt ihrerseits in zwei Phasen, die zweite von denen die eigentliche Wachstumsperiode darstellt. In der ersten Phase dagegen finden hauptsächlich die komplizierten Chromatinveränderungen statt.

Lichtung wahrzunehmen, welche die erste Andeutung einer Längsteilung darstellt. Über den weiteren Verlauf der Mitose ist nichts besonderes zu bemerken (Fig. 8—11). In Fig. 8 ist die Tochterplatte, vom Pol aus gesehen, abgebildet. Über die Zahl der Teilungen, die eine Ovogonie durchmacht, kann ich nichts berichten. Nachdem der Kern in den Ruhezustand eingetreten ist, bemerkt man von neuem das Auftreten der Nukleolen.

Leptotene Kerne.[1]

(Taf. IV, Fig. 13—18).

Nun beginnen die grossen Chromatinklümpchen der Ovogonienkerne allmählich in kleinere zu zerfallen und auf dem Kerngerüst sich zu zerstreuen (Fig. 13). In Fig. 14, 15 und 16 haben wir den weiteren Verlauf dieses Vorgangs vor uns: die Zahl der grösseren Chromatinklümpchen nimmt immer mehr und mehr ab. Die Körnchen ihrerseits beginnen der Länge nach sich auszuziehen, das Chromatin beginnt, so zu sagen, auf die Lininfäden überzuströmen und schliesslich werden dieselben durch eine Chromatinschicht überzogen (Fig. 17, 18). In diesem Stadium sind noch kleine Knotenanschwellungen des Chromatins zu bemerken, die die letzten Reste der Chromatinkörnchen darstellen (Fig. 18). Noch einen Schritt weiter, verschwinden auch diese kleine Anschwellungen und das Chromatin nimmt in seiner Ausbreitung, dem Verlauf des Lininfadens folgend, die Form desselben an und schlingt sich in verschiedensten Richtungen wirr durcheinander, ein Umstand, der das Verfolgen seines Verlaufes unmöglich macht. Das konnte ich nicht einmal an isolierten Zellen machen. Begreiflich ist dann, dass die Frage, ob hier nur ein einheitlicher Faden vorliegt, oder ob das Chromatin sich schon in mehrere lange Fäden abgeteilt hat, nicht mit Sicherheit zu beantworten ist. Ohne einzelne Arbeiten aufzuzählen, möchte ich nur allgemein erwähnen, dass in allen Fällen, wo ein typisches Leptotenstadium bis jetzt beschrieben wurde, die Frage nach der Konstitution des Fadens niemals mit Sicherheit beantwortet worden ist, was von Wichtigkeit und grossem Interesse für das Verständnis des Synapsisstadiums wäre. Ich neige zu der Auffassung, die auch von Winiwarter für die ähnlichen Stadien der Säuge-

[1]) In der Bezeichnung der einzelnen Stadien folge ich der Nomenklatur von Winiwarter (00).

tiere geteilt wird, dass in diesem Stadium der Chromatinfaden seiner Entstehung nach, ein einheitliches Gebilde darstellt.

Die ganze Zelle weist ein kaum merkliches Wachstum auf. Die Kernform wechselt nunmehr zwischen oval und rundlich.

Synapsis-Stadium.

(Tafel VII, Fig. 19—23.)

Auf diesem Stadium nimmt der Chromatinfaden durch schwach ausgesprochene Verkürzung etwas an Dicke zu (Fig. 18), und gleichzeitig beginnt der Knäuel an einem Punkt des Kernes, welcher gewöhnlich exzentrisch gelagert ist, dichter zu werden. Selten sind die Fälle, wo gleichzeitig zwei Verdichtungszentren erscheinen (Fig. 22). Der andere Teil des Kernes lichtet sich mit dem Fortschreiten dieses Prozesses allmählich. Fig. 19, 20 zeigen den Prozess der Verdichtung in seinen Anfangsstadien. Da fällt es gleich ins Auge, dass hie und da freie Enden einzelner, getrennter Fäden vorhanden sind. Diese Fälle sind wahrscheinlich durch Durchschneiden der Fadenschlingen entstanden. Noch einen Schritt weiter in der Zusammenballung des Fadens, und wir kommen zu dem typischen Synapsis-Stadium. Die Fig. 21 und besonders Fig. 23 stellen zwei Stadien dar, auf welchen dieser Prozess seinen höchsten Punkt erreicht hat. In diesem dichten Knäuel ist noch zu erkennen, dass ein wirr verlaufender Faden vorhanden ist, ihn auf seinen einzelnen Windungen zu verfolgen, ist freilich unmöglich. Niemals kommt es zu einer formlosen Zusammenballung des Chromatins, wie dies bei anderen Tieren öfter angegeben worden ist. In diesen Fällen bin ich mit Schreiner (04) geneigt, eine schädigende Wirkung der Reagentien anzunehmen. Von dem Knotenpunkt ragen in dem chromatinfreien und lichten Teil des Kernes einzelne Schlingen vor, welche selten bis zu der Kernperipherie gehen und manchmal einen parallelen Verlauf zeigen. In der Synapsis ist der Faden nicht der ganzen Länge nach gleichmässig dick: er weist einzelne Knotenpunkte, welche durch Verdichtung des Chromatins entstehen, auf, ein Zeichen für das Fortschreiten der schon im leptotenen Stadium begonnenen Kontraktion des Chromatinfadens.

Der grosse, gewöhnlich in Einzahl vorhandene Nucleolus, der durch Zusammenfliessen der früheren zwei bis drei Nucleolen entstanden ist, und der in den Übergangsstadien von der Lepto-

tenie zur Synapsis noch sichtbar war, ist mit dem Eintritt dieses Stadiums nicht mehr zu beobachten, wahrscheinlich wird er durch den zusammengeballten Faden verdeckt, um gleich nach der Synapsis wieder zu erscheinen.

Der Kern hat im Vergleich zum Leptoten-Stadium wenig an Grösse zugenommen; das Plasma bildet immer noch eine dünne Schicht um den Kern herum.

Pachytene Kerne.

(Taf. IV, Fig. 24—31 a.)

Die weiteren Veränderungen des Chromatins bestehen darin, dass der Chromatinfaden sich immer mehr und mehr verkürzt; Hand in Hand mit dieser Verkürzung findet auch eine merkliche Verdickung des Fadens statt; gleichzeitig schreitet die Zusammenziehung des Chromatins in einzelnen Knötchen weiter fort. Die schon in der dichten Synapsis aufgetretene Tendenz nach einer gleichmässigen Anordnung der Chromatinbröckchen auf dem Faden (Fig. 22, 23) tritt in dem Stadium, wo sich der Synapsisknäuel allmählich aufzulockern beginnt, deutlicher hervor. Fig. 24, die einen Teil von dem Kern eines solchen Stadiums darstellt, veranschaulicht diese Veränderungen. Sie zeigt ausserdem auch andere wichtige Besonderheiten. Man merkt, dass die die Chromatinknötchen verbindenden Stücke von achromatischer Substanz schon wieder deutlich geworden sind und dass eine Neigung zur polaren Anordnung des Fadens verhanden ist. Noch wichtiger in diesem Stadium ist aber der Umstand, dass eine feine Längsspaltung des verdickten Fadens zu bemerken ist, die an manchen Stellen besonders deutlich zu sehen ist. In dieses Stadium fällt die hochbemerkenswerte Erscheinung, dass dort, wo die Längsspaltung deutlich wahrzunehmen ist, die einzelnen Chromatinstückchen der beiden Spalthälften genau gegenüberliegen. Nie habe ich eine Ausnahme davon gefunden, d. i. nie habe ich an den Chromatinknoten von zwei nebeneinanderliegenden Spalthälften eine alternierende Anordnung bemerkt. Das Gesagte ist sehr deutlich an Fig. 25 zu sehen, wo die Verdickung des Fadens und zugleich auch die polare Anordnung weitere Fortschritte gemacht hat. Das Nebeneinanderliegen der Chromatinknötchen ist sehr stark ausgesprochen, so dass der ganze Faden eine regelmässige Rosenkranzform aufweist. Ob in diesem Stadium eine

Abteilung in viele Fäden schon vorhanden ist, oder ob noch ein einheitlicher Faden vorliegt, ist schwer zu sagen. Beim Studium anderer ähnlicher Stadien bekommt man den Eindruck, dass der einheitliche Faden noch erhalten geblieben ist, nur dass er eine beträchtliche Verkürzung und seine Schlinge eine polare Anordnung angenommen haben. Nach einer anderen Deutung sollten in diesem Stadium schon getrennte Fäden sein und die an den letzteren zu beobachtende Längsspaltung Ausdruck einer in Synapsis stattgefundenen Konjugation sein. Nach dieser Annahme würde das genaue Zusammenpassen der einzelnen Chromatinknötchen der nebeneinanderliegenden Fäden unerklärt bleiben, was dagegen leicht verständlich wird, wenn wir diese Knötchen als Hälften von anfänglich einheitlichen und nachträglich gespaltenen Chromatinknoten ansehen. Das geschilderte Stadium bildet den Übergang zu dem typischsten pachytenen Kern (Fig. 26). Das Wichtigste, was gleich am Anfang dieses Stadiums wahrzunehmen ist, ist das Vorhandensein von sieben deutlich abgegrenzten Chromatinfäden, welche die in dem Zwischenstadium (Fig. 25) schon vorhandene polare Anordnung des Fadens beibehalten und dieselbe noch deutlicher hervortreten lassen. Die Zahl 7, welche der halben Chromosomenzahl von Paludina entspricht, habe ich durch Zählungen an vielen diesbezüglichen Stadien feststellen können. Die Verdickung der Fäden ist im Vergleich zu dem früheren Stadium mehr ausgesprochen, gleichzeitig haben auch die knotigen Verdickungen des Chromatins mehr an Grösse zugenommen, und die zwischen ihnen vorhandenen achromatischen Verbindungsbrücken sind deutlicher geworden. Besonders deutlich ist hier die Längsspaltung zu sehen, die von jetzt an mit der grössten Deutlichkeit bis zum folgenden Diplotenstadium zu verfolgen ist. Durch noch weitere Verkürzung der Fäden und durch Zusammenfliessen einzelner Chromatinknötchen kommen wir durch das Stadium Fig. 27 zu dem Stadium Fig. 28, wo ganze, durch Eisenhämatoxylin gleichmässig schwarz gefärbte, dicke Fäden vorhanden sind, die in regelmässigen Abständen Einschnitte aufweisen, und an welchen die achromatischen Verbindungsstellen nicht mehr zu sehen sind. Von jetzt an beginnen Umänderungen, die die allmähliche und gleichmässige Ausbreitung der Fäden in dem ganzen Kerne herbeiführen. Schon in den Fig. 27, 28 ist zu bemerken, dass einzelne Fäden sich mit dem einen Ende von

dem Attraktionspol losgelöst haben und in den freien Raum des Kernes hineinragen. Dieser Prozess schreitet weiter fort, und in der Fig. 28 haben wir ein Stadium, wo die meisten Fäden diese Umlagerung schon durchgemacht haben. Die anderen noch an dem Attraktionspol des Kernes anhaftenden Enden rücken allmählich auseinander, und so kommen wir zu einem Stadium, wie es in den Fig. 30, 31 dargestellt ist, an dem die schon oft beschriebene strahlige Anordnung der Chromatinfäden um den excentrisch gelegenen Nucleolus zu bemerken ist. Das Wichtigste an diesen Stadien, (Fig. 29, 30, 31) ist das Auftreten einer neuen Querteilung bei manchen Chromosomen. In den Figuren 29 a, 31 a habe ich zwei solche quergeteilte Chromatinfäden, die von den entsprechenden Figuren 29 und 31 entnommen sind, gezeichnet. Da ist gleich zu bemerken, dass der seiner ganzen Länge nach einheitlich schwarz gefärbte Chromatinfaden in der Mitte eine durch Linin überbrückte Unterbrechung aufweist. Genau solche Teilungen in dem gleichen Stadium sind auch von Schreiner in der Spermatogenese von Myxine beschrieben worden. Dass wir es hier nicht mit einer zufälligen Erscheinung zu tun haben, beweisen die immer gleichmässig von Chromatin bedeckten Fäden und das stete Vorhandensein von nur einer achromatischen Verbindungsbrücke innerhalb eines Chromosoms; nie habe ich zwei Querteilungen an ein und demselben Faden beobachtet, was ja manchmal eintreten müsste, wenn der Vorgang nur eine zufällige Erscheinung wäre. Durch diese vorübergehende Querteilung und die immer deutlich vorhandene Längsteilung haben wir eine typische Tetradenbildung vor uns; durch diesen Prozess bekommen wir einen Anhaltspunkt für die Beurteilung der erst viel später, vor der ersten Reifungsteilung auftretenden Tetraden. Darum möchte ich hier diesen Bildungsprozess besonders betonen.

Erwähnen möchte ich noch die öfters zu beobachtenden degenerierenden Ovocyten besonders im Stadium Fig. 26—29.

Diplotene Kerne.

(Taf. V, Fig. 32—38.)

Die beschriebene Querteilung ist vorübergehender Natur, denn kurze Zeit nachher verwischt sich alles wieder, der Längsspalt wird breiter, die Fäden verdünnen sich und beginnen von

neuem sich der Länge nach auszuziehen. Die Figuren 32, 33 stellen zwei solche Stadien dar: es ist nur ein Teil des Kernes im Schnitt enthalten gewesen. In Figur 32 ist der Längsspalt schon um ein beträchtliches breiter geworden. Er ist sowohl in den seitlich gesehenen, wie auch an den quer durchschnittenen Fäden deutlich zu unterscheiden. An den letzteren konnte ich mich mit den stärksten Vergrösserungen über das Vorhandensein von einem anderen, senkrecht zu dem ersteren sich ziehenden Längsspalt, wie er von manchen Beobachtern (Schneider [04], Strassburger etc.) für andere Objekte beschrieben worden ist, nicht überzeugen. Noch breiter erscheint der Längsspalt in dem Stadium, das in Figur 33 wiedergegeben, wo zwar bei einem Teil der Fäden noch die parallel verlaufenden Hälften dicht nebeneinander stehen, bei einem anderen Teil dagegen die beiden Hälften weit auseinander gerissen sind und sich umeinander schlingen. Das Gleiche zeigt auch Figur 34, welche einen ovalen, senkrecht in seiner Breitachse durchschnittenen Kern darstellt. Sehr weit fortgeschritten und am schönsten ist aber dieser Prozess in Figur 35 zu sehen, welche zugleich die für den pachytenen Kern typische radiäre Anordnung der Fäden um den Nucleolus herum zeigt. Man sieht gleich, dass je zwei von den sich umeinander schlingenden Fäden noch vor kurzem einen einheitlichen Faden bildeten. Die so entstandenen Fäden sind dünner und länger.

Dictyene Kerne.

(Taf. V, Fig. 39—48, Taf. VI, Fig. 49—54.)

Die Verlängerung schreitet weiter fort, und gleichzeitig damit beginnt das Chromatin sich regelmässig auf die Fäden zu verbreiten (Fig. 36, 37, Taf. V, die nur einen kleinen Kernteil durchgeschnitten zeigen). Noch weiter verwischt sich allmählich die strahlige Anordnung um den Nucleolus, die Fäden behalten aber eine zeitlang ihren parallelen Verlauf, indem sie sich in verschiedener Weise verschlingen, unter Bildung achter — oder noch mehr komplizierter Figuren (Fig. 37, 36, Taf. V). Wir kommen so zu dem Stadium (Fig. 38), in dem die einzelnen Fäden so stark verlängert und ineinander verwickelt sind, dass ihre Zahl, wie es auch bis zur Pachytenie der Fall war, wieder ganz unbestimmbar ist. In diesem Stadium kann man nur selten noch von einzelnen Fäden reden und das umso weniger, weil

das Chromatin die Tendenz zeigt, sich auf dem übrigen Kerngerüst zu verbreiten, ein Prozess, der sich an den stachelförmigen Fortsätzen, die von den Seiten der Fäden auslaufen, erkennen lässt (Fig. 36 und 38). Allmählich schwinden auch die letzten Spuren von parallelem Verlauf, und wir bekommen Bilder, wie die, welche in Figur 39 und 40 wiedergegeben sind, die wieder ein unentwirrbares Knäuelstadium darstellen, in dem das Chromatin das Gerüstwerk des Kernes gleichmässig überdeckt (Fig. 39). Gleich darauf beginnt das Chromatin sich in Klümpchen anzusammeln, zwischen denen der entblösste Lininfaden durchschimmert (Fig. 40). Dies ist ein Stadium, das mit den Vorstadien der leptotenen Kerne Ähnlichkeit hat, wo das Chromatin ebenfalls in kleinen Klümpchen über das achromatische Netzwerk verteilt war. Noch weiter vereinigen sich die kleineren Klümpchen zu grösseren, ein beträchtlicher Teil von dem achromatischen Gerüst wird seines Chromatins beraubt, und das Kernnetz tritt wieder deutlich hervor (Fig. 44—54). Zwischen dem Beginn dieses Prozesses und seinem Endresultat, wo das ganze Chromatin zu einem unregelmässigen, zackigen Klümpchen sich angehäuft hat, sind alle möglichen Übergangsstadien zu bemerken, wie ein Blick auf Figur 42—54 in überzeugendster Weise zeigt.

Bisher war das Wachstum sowohl des Kernes, wie auch des Plasmas nur ein beschränktes und das besonders ausgesprochen bis zum Diplotenstadium, wo das Plasma immer nur als eine dünne Schicht den langsam an Grösse zunehmenden Kern umgab. Mit der beginnenden Auflösung des diplotenen Kerns (Fig. 39 und 40) beginnt dagegen allmählich ein stärkeres Wachstum der ganzen Eizelle. (Zweite Eientwicklungsphase.) Von diesem Stadium an sind die Chromatinveränderungen im Kern nicht von so tiefgehenden Umwandlungen begleitet, wie es in den vorhergehenden der Fall war. Das Hauptgewicht fällt in die Veränderungen, die sich im Plasma abspielen. In diese Phase fallen auch die interessanten Veränderungen, die die Nucleolen durchlaufen, Veränderungen, die nicht nur in einer blossen Wachstums- und Zahlenzunahme bestehen, sondern auch durch das Auftreten von neuen Nucleolusarten gekennzeichnet sind.

Hier auch möchte ich bemerken, dass am Anfang des Dictyestadiums (Fig. 40—44) die Zahl der degenerierenden Eier beträchtlich zunimmt.

Ausbildung der Chromosomen. — Richtungskörper.

(Tafel VI.)

Um mit der Schilderung der Veränderungen des Chromatins bis zu der Bildung des ersten Richtungskörpers abzuschliessen, habe ich nur noch wenig beizufügen, weil die jetzt folgenden Stadien sehr schwer zu finden sind. — Gleich nach dem Stadium in Fig. 54 beginnt eine Auflockerung und Auflösung des grossen Chromatinklumpens in kleinere, die sich allmählich über das Kerngerüst ausbreiten, ohne dass es aber zur Bildung eines gleichmässigen Fadens käme (Fig. 55). In äusserst seltenen Fällen ist zu beobachten, dass die Chromatinbröckchen sich in Reihen anzuordnen beginnen, zu je zwei kurzen, unregelmässig geformten, bröckeligen, stäbchenartigen Gebilden. In diesem Stadium löst sich das Ei von der Wand ab, um wahrscheinlich im Ovariallumen die weitere Ausbildung der Chromosomen zu vollenden, und gleich in die Bildung der ersten Richtungsspindel überzugehen. Trotz den vielen Präparaten ist es mir leider nicht geglückt, alle Prozesse, die sich bis zu der Ausbildung der Chromosomen abspielen, Schritt für Schritt zu verfolgen und die Beteiligung der Nucleolen dabei festzustellen[1]. In allen vier

[1] Um sich eine richtige Vorstellung darüber machen zu können, wie selten diese Stadien sind, möchte ich nur einige Zahlen anführen. In 700 Objektträgern, voll mit Schnitten durch Oviduct und Ovar, konnte ich nur vier Eier in dem Stadium der ersten Richtungsspindel finden. Aus dem Ovidukt konnte ich nur ein Ei bekommen und drei andere Eier an der Mündungsstelle des Oviducts in das Receptaculum. Und alles das in einer Periode, in welcher die Geschlechtstätigkeit der Tiere am stärksten war! Alles spricht dafür, dass die Reifungsprozesse sich sehr rasch abspielen und zweitens, dass die Zahl der zur Reifung gelangenden Eier ausserordentlich gering ist, was auch aus der Zahl der jungen Embryonen, die sich im Uterus von Paludina von Frühling bis Ende Herbst vorfinden, zu schliessen ist. (Siehe den Anhang der Arbeit.) — Die Ursache dieser Seltenheit der späteren Stadien liegt in der grossen Zahl der Eier, welche in diesen Perioden degenerieren. Bis dahin sind die Eier immer an der Ovarialwand befestigt und haben ganz normales Aussehen. Sie haben die Dotterbildung und das Wachstum ganz normal durchgemacht. Die Degenerationserscheinungen fallen hauptsächlich in die Zeit, wo die Eier sich von der Ovarialwand ablösen und in das Ovariallumen zu liegen kommen. Das Plasma verliert allmählich sein normales Aussehen, erscheint stark mit Wasser imbibiert und schliesslich zerfällt es zu einer breiähnlichen Masse, die sich im Lumen des Ovariums ansammelt. Die Kerne leisten grösseren Widerstand beim Zerfallen. Man findet sie noch gut erhalten, mit einer Kernmembran umgeben und mit normal aussehendem

von mir beobachteten Richtungsspindeln fand ich die Chromosomen ganz ausgebildet an der Äquatorialplatte liegen. Die Spindeln sind sehr gross und ziehen sich durch das ganze Ei hin (Fig. 56). Solch grosse Richtungsspindeln sind bei den Eiern von Polystomum (Goldschmidt [02]), von Limax (Obst [99]) und anderen Mollusken beschrieben worden. Die beiden stark entwickelten Pohlstrahlungen reichen bis zu der Zellperipherie. An der abgebildeten Spindel waren mit der Delafieldschen Hämatoxylin-Färbung keine Centrosomen zu bemerken. Die Centrosomen konnte ich auch durch die Eisenhämatoxylin-Nachfärbung nicht nachweisen, trotzdem dass in demselben Präparat sich befindende Ovogonienteilungsspindeln sehr schön ausgebildete, körnchenartige Centrosomen besassen (Fig. 9, Taf. IV). In dieser Spindel (Fig. 56), wie in den anderen Richtungsspindeln ist nur eine dunkler gefärbte Sphäre zu sehen, an der die Polstrahlungen anstossen. In einem Ei war die Spindelfigur beträchtlich verkürzt und die Äquatorialplatte mehr an die Kernperipherie gerückt. Gleich nach diesem Stadium muss die Ausstossung des ersten Richtungskörpers erfolgen; — beobachten konnte ich den Vorgang nicht. (Zwei Mal habe ich im Uterus Eier mit zwei ausgebildeten Richtungskörpern bekommen — die Kerne der Eier waren aber schon ins Ruhestadium eingetreten.)

Die Richtungskörperbildung — hier ist die Rede immer für die erste Richtungsspindel, die zweite Richtungsspindel konnte ich nicht bekommen, — kann sowohl im Lumen des Oviductes (Fig. 56), wie auch im Uterus vor sich gehen. Die Zeit der Bildung ist Schwankungen unterworfen, die wahrscheinlich von dem Entwicklungsgrad, in dem sich das Ei von der Ovarialwand ablöst, in Zusammenhang stehen. Z. B. neben den Eiern, die schon im Ovar die Richtungsspindel ausgebildet zeigten, habe ich das einzige vom Oviduct bekommene Ei mit Ruhekern gefunden. In

Chromatin und Liningerüst in dem umgebenden Plasma liegen (Textfig. 1). Der Zerfall der Kerne wird durch die schwächere Färbbarkeit des Chromatins und der Auflösung der Kernmembran eingeleitet. Im Lumen des Ovars findet man auch Eier in noch jungen Entwicklungsstadien, die von der Degeneration befallen sind. Es ist auffallend, dass die Degenerationswellen in nur bestimmten Stadien des Eiwachstums auftreten, erstens nach dem Stadium mit gelappten Kernen, zweitens nach dem Synapsis- und Diplotenstadium, drittens (und hauptsächlich) im Stadium vor der Richtungskörperbildung. Alle diese degenerierenden Eier sind von den normalen sehr leicht zu unterscheiden.

genau demselben Stadium (mit Ruhekern) waren auch die drei im Receptaculum gefundenen Eier. Ein Ei aus dem Uterus (Fig. 57) war im Stadium, wo die sieben Chromosomen schon ausgebildet, die Spindel aber noch nicht angelegt war. Ähnliche Schwankungen sind auch beim Eindringen des Spermatozoons zu bemerken, — es kann sowohl vor, wie auch nach der Richtungskörperbildung eintreten.

Nach den drei Ovarialeiern zu urteilen, ist man geneigt, die Form der Chromosomen nach dem heterohomeotypischen Schema Grégoires zu deuten. (Näheres in Kapitel VI.) Die Sache klärt sich aber gleich auf, wenn man die Form der Chromosomen von einem Ovarialei (Fig. 59) und von dem in Fig. 57 abgebildeten Uterusei (Totalpräparat — Fixierung Pikrinessigs., Färbung mit Borax-Carmin und Hämatoxylin nach Delafield) betrachtet. Da sind alle sieben Chromosomen typische Tetraden. Die Einwendungen und die kritische Beurteilung, die Grégoire (05) gegen die Tetradenchromosomen bei vielen Objekten geltend gemacht hat[1]), kennend, habe ich mit grösster Sorgfalt die mir zur Verfügung stehenden Bilder studiert: es hat sich gezeigt, dass hier in Wirklichkeit echte Tetraden verhanden sind, wie es aus den genau wiedergegebenen Abbildungen in Fig. 58 deutlich hervorgeht. Jede Tetrade ist, von je zwei Paaren bogenförmig gekrümmten, mit den konvexen Seiten aneinanderstossenden Stäbchen gebildet, die hintereinander gelegen, mit einer deutlichen achromatischen Brücke verbunden sind. Von dieser Tetradenstruktur ausgehend, ist die Längsteilung und die darauf folgende Querteilung der Chromatinbänder, wie ich sie nach der Synapsis eingehend beschrieben habe, besser verständlich. Da haben wir auch ganz ausgebildete Tetraden gehabt, die dieselbe Beschaffenheit, wie die hier geschilderten, aufwiesen. An Fig. 57 sind die verschiedenen Chromosomen von verschiedener Seite dargestellt, sie erscheinen dadurch ungleich gross.

Die erste Teilung der Tetraden ist eine Längsteilung: die Tetraden sind parallel mit der Längsachse am Äquator eingestellt. Für die zweite Reifungsteilung kann ich nur die Vermutung aussprechen, dass sie durch die achromatische Verbindungsbrücke

[1]) Durch das Anhäufen des Chromatins, hauptsächlich an den Enden von zwei nebeneinander liegenden Chromatinstäbchen, wird nach Grégoire häufig eine Tetradenfigur vorgetäuscht.

vor sich geht. Diese Annahme halte ich, nach den bis jetzt bekannten Fällen bei anderen Tieren, für die wahrscheinlichste. Bevor ich dieses Kapitel abschliesse, möchte ich noch erwähnen, dass neben der ausgebildeten Richtungsspindel immer ein nucleolusartiges Gebilde im Plasma liegen bleibt, — ein Befund, welcher in dem Kapitel über die Nucleolusfrage eingehender besprochen werden soll.

IV. Nucleolen.

(Tafel VII.)

In ihrer Entwicklung stehen die Nucleolen in engem Zusammenhang mit den sich im Kern abspielenden Prozessen. Übersichtlichkeit halber betrachte ich sie aber in einem besonderen Kapitel. Für das Studium der Nucleolen haben sich am besten die zweifache Flemmingsche Färbung (Safranin-Gentianaviolett) und die Färbung mit Borax-Carmin — Berlinerblau bewährt, ferner die Borax-Carmin — Bleu de Lyon-Färbung, die Färbung mit Hämatoxylin nach Delafield — Eosin, das reine Borax-Carmin, die reine Gentianaviolett-Färbung, die Färbung mit Jodgrünfuchsin usw.

Zuerst werde ich die Resultate, welche ich mit diesen Färbemethoden erzielt habe, besprechen und erst am Schluss deren einheitliche Auffassung versuchen.

Bei Anwendung der Doppeltinktionsmethode ist zu bemerken, dass die Nucleolen der ersten Entwicklungsphase (vom Ovogonienstadium bis zum Stadium des dictyenen Kerns, Fig. 62—67) ganz anderes Tinktionsvermögen als das Chromatin aufweisen. So wird bei der Safranin - Gentianaviolett - Färbung (nach Flemming) das Kernchromatin rot, die Nucleolen dagegen schön tiefblau gefärbt. Letztere Farbe weisen auch kleine im Kern verstreute Körnchen auf. Durch Zusammenfliessen derselben werden kleine neue kugelige Nucleolen gebildet. Dieser letzte Prozess ist besonders gut an Präparaten, welche nur mit Gentianaviolett gefärbt sind, zu sehen, an denen auch die kleinsten Nucleoluspartikelchen tiefblau gefärbt sind und dadurch stark von dem blassblau gefärbten Chromatin hervorgehoben werden. Das Zusammenfliessen der kleinsten tiefblauen Körnchen in Nucleolen ist dabei sehr leicht zu verfolgen. Die entstandenen kleinen Nucleoli fliessen dann allmählich mit der fortschreitenden Entwicklung des Eies in nur

ein bis zwei grössere Nucleoli zusammen, sodass im Stadium des pachytenen und diplotenen Kerns nur noch ein grösserer Nucleolus vorhanden ist. Sobald aber das Ei im Stadium des dictyenen Kerns eintritt, d. i. in dem Stadium, in welchem die Zusammenballung des Chromatins beginnt und das Ei in die eigentliche Wachstumsperiode eintritt, tritt auf einmal eine starke Vermehrung der blau gefärbten Nucleolen ein. Daher sind auch Eizellen mit zwei bis drei grossen blauen Nucleoli sehr oft zu sehen.

Mit Beginn des Stadiums des dictyenen Kerns entstehen aber auch Nucleolen, welche ein ganz anderes Färbungsvermögen wie die bisherigen aufweisen. Sie färben sich nämlich rot wie das Chromatin selbst und liegen von Anfang ganz dicht an den Chromatinklümpchen (Fig. 68, 69, 70) an. Diese Nucleolen zweiter Art entstehen durch Zusammenfliessen kleiner chromatischer Körperchen. Dieser Prozess nimmt mit der fortschreitenden Zusammenballung des Chromatins an Intensität zu, sodass schliesslich zwei, drei, ja sogar viel mehr chromatische Nucleolen entstehen können. Nachdem die beiden Nucleoliarten ausgebildet sind, treten zwei verschieden gefärbte Nucleoli zusammen und bilden so die für die Mollusken und viele andere Tiere charakteristischen Doppelnucleoli (Fig. 72, 73, 74). Die Fälle, wo zwei rot gefärbte Nucleoli an einen blau gefärbten sich anlegen, sind ziemlich selten. Die ausgebildeten Doppelnucleoli können weiter an Grösse zunehmen, indem sowohl der chromatische, wie auch der achromatische Nucleolus durch Aufnahme geeigneten Materials wächst. In einer Zelle ist gewöhnlich ein Doppelnucleolus zu finden; nicht sehr oft sind die Fälle, wo zwei, manchmal sogar drei solche vorhanden sind. Es ist dabei nicht ausgeschlossen, dass neben Doppelnucleoli auch einfache Nucleoli und zwar chromatinhaltige und chromatinfreie vorhanden sind, — diese Fälle sind sogar sehr oft.

Die Entstehung der ersten Art Nucleoli und das Auftreten der chromatischen, die Vermehrung der beiden und die Ausbildung der Doppelnucleoli ist genau so gut auch mit den anderen Doppeltinktionsmethoden zu verfolgen. So mit der Borax-Carmin — Bleu de Lyon Färbung sind in der ersten Eientwicklungsphase nur rot-bläulich gefärbte Nucleoli nachzuweisen. Sobald aber das Ei in die Wachstumsphase eingetreten ist, tritt auch die reichliche Ausbildung der zweiten Nucleolusart. — der chroma-

tischen Nucleoli — auf, welche sich ganz blau wie das Chromatin selbst färben. Besonders deutlich treten aber diese Verhältnisse mit der Borax-Carmin-Berlinerblau Methode hervor. Hier auch ist mit dem Beginn der zweiten Phase das Entstehen von Nucleolen zu beobachten, welche hellblau wie das Chromatin selbst gefärbt sind und sich von den rot-bläulich gefärbten Nucleolen der ersten Phase scharf hervorheben. Sehr instruktive Bilder gibt auch die Hämatoxylin-Eosin Färbung: in der ganzen ersten Phase sind nur blass-rötlich gefärbte Nucleoli vorhanden. Mit Beginn der zweiten Phase bilden sich aber auch ganz blau, wie das Chromatin selbst gefärbte Nucleoli. In allen diesen Fällen ist die Entstehung der Doppelnucleoli durch Zusammenlegen von je einem Nucleolus der beiden Arten — sehr leicht zu verfolgen.

Interessant und in mancher Beziehung sogar instruktiver sind die Bilder, die mit den gewöhnlichen einfachen Färbungsmethoden zu bekommen sind. Das einfache Gentianaviolett färbt z. B. nur die Nucleolen der ersten Eientwicklungsphase und das in einer tiefblauen Farbe. Die Nucleolen der zweiten Art dagegen bleiben so blass-blau gefärbt wie das Chromatin selbst. Ganz ähnliche Verhältnisse zeigt auch die Jodgrünfuchsin-Färbung, d. i. die Nucleolen der zweiten Art stimmen in ihrem Farbenton mit dem Chromatin überein und unterscheiden sich dadurch von den Nucleolen der ersten Eiwachstumsphase, — die blass gefärbt bleiben. Mit der Borax-Carmin-Färbung sind auch dieselben Verhältnisse nachzuweisen. Nämlich während der ganzen Dauer der ersten Eientwicklungsphase sind nur blassrot gefärbte Nucleolen vorhanden; mit Beginn der zweiten Phase aber treten auch solche auf, die tiefrot wie das Chromatin selbst gefärbt sind. Die nachträglich entstehenden Doppelnucleoli zeigen daher eine blasse grössere und eine dunkle kleinere Hälfte, die der zweiten Nucleolusart entspricht.

Die feinere Struktur der Doppelnucleoli ist mit allen bisher besprochenen Färbungsmethoden von Anfang an schwer zu verfolgen; sie sehen gewöhnlich ganz kompakt aus. Erst in den späteren Stadien der Entwicklung tritt eine deutliche Vakuolisierung der kleineren Hälfte des Doppelnucleolus auf. Die Vacuolen sind manchmal in beschränkter Zahl, doch vermehren sie sich öfters sehr stark (Fig. 74), um durch Zusammenfliessen grössere

Vakuolen zu bilden (Fig. 78; in Fig. 78a ist derselbe Nucleolus wie in Fig. 78, nur stärker vergrössert dargestellt). Selten, und das nur an den mit Borax-Carmin-Berlinerblau gefärbten Präparaten, konnte ich eine undeutliche, fein vakuolisierte Struktur an der grösseren Hälfte des Doppelnucleolus wahrnehmen.

Die Entwicklung der Nucleolen im Zusammenhang mit den Chromatinveränderungen im Kern und die verschiedenen Tinktionsvermögen betrachtend, habe ich mir folgende Auffassung über sie bei Paludina gebildet. Die noch in den Ovogonien auftretenden und different von dem Chromatin sich färbenden Nucleoli sind mit den echten oder Plastinnucleoli (Hertwig [98], Carnoy [97—03], Hartmann [02] etc.) zu vergleichen. Mit diesem Namen haben die genannten Forscher, besonders aber Hertwig, Nucleolen bezeichnet, die aus blosser Grundsubstanz — Plastin — bestehen. Das letztere dient gewöhnlich als Unterlage des Chromatins, unter gewissen Umständen aber, wie z. B. bei der Ausbildung der chromatischen Figuren, wird ein Teil des Plastins frei, und in Nucleolen — Plastinnucleolen — zusammengeballt.[1]) Die in denselben aufgespeicherte Plastinsubstanz findet bei einer neuen Differenzierung des Chromatins in Chromosomen wieder Verwendung. Dieser letzte Fall ist auch bei der Ovogonienteilung von Paludina zu beobachten. Mit der fortschreitenden Ausbildung der Chromosomen ist bei derselben zu bemerken, dass ein Nucleolus nach dem anderen schwindet; zuletzt bemerkt man manchmal noch einen kleinen Rest von nicht ganz verbrauchtem Nucleolus (Fig. 7, Taf. IV) der an einem Chromosom hängt. Dieser Prozess erinnert lebhaft an denjenigen, welchen R. Hertwig (98) bei der Chromosomenausbildung von Actinosphaerium beobachtet hat. An diesem Heliozoon konnte er in einer lückenlosen Reihe das allmähliche Schwinden der Plastinnucleoli und deren Verbrauch als Kittsubstanz bei der Ausbildung der Chromosomen verfolgen.

Für die Anschauung, dass die Nucleolen, welche in der ersten Phase von der Eientwicklung bei Paludina auftreten, Plastinnucleoli sind, spricht in hohem Maße ferner das Zusammenfallen des starken Wachstums der Plastinnucleoli auf dem betreffenden Stadium der beginnenden Zusammenballung des Chro-

[1]) Die chromatischen Nucleoli entstehen, indem Chromatin in den Plastinnucleoli aufgelagert wird.

matins, und während derselben, zu einem einheitlichen Klumpen. In Folge dieses Prozesses bleibt ein Teil von der Plastinunterlage des Chromatins übrig. Dieser Teil ballt sich dann allmählich zusammen und bildet die Plastinnucleoli.

Gleichzeitig mit der beginnenden Zusammenziehung des Chromatins, bildet sich auch die andere Nucleolusart. Der Moment der Entstehung, die Färbung und die Ausbildung dieser Nucleolen dicht an dem zusammengeballten Chromatin zeigt unzweifelhaft, dass sie reine Chromatinnucleoli sind. — Folglich werden die nachträglich entstehenden Doppelnucleoli aus einer Plastin — und einer Chromatinhälfte bestehen. Diese Auffassungsweise stimmt mit derjenigen Hertwigs (98) und Hartmanns (02) über die Natur der Doppelnucleoli überein, d. i. dass der Doppelnucleolus ursprünglich einen chromatischen Nucleolus darstellt, in welchem das Chromatin sich nur an einer Stelle zusammengezogen hat und dadurch ein Teil von der Plastinunterlage entblösst geblieben ist. Die beiden so entstandenen differenten Hälften weisen infolgedessen auch eine differente Färbung auf. Ein Unterschied in dem Fall von Paludina ist nur darin gegeben, dass der Doppelnucleolus hier nicht aus einem einheitlichen Nucleolus entsteht, sondern aus zwei nachträglich sich vereinigenden Nucleoli, — eine Entstehungsweise, welche auch von Obst (99) an Limax und Unio beobachtet worden ist. Es ist leicht möglich, dass genau solche Prozesse sich auch in den Echinodermeneiern abspielen, da ja in seinen Untersuchungen Hartmann diese früheren Stadien nicht beobachten konnte.

Zur Unterstützung der oben vertretenen Auffassung über die Natur der Doppelnucleoli dient ferner die folgende Beobachtung. In den mit Gentianaviolett gefärbten Präparaten sind manchmal die beiden Hälften des Doppelnucleolus ganz blau gefärbt, d. h. die beiden Hälften weisen die Eigenschaften der Plastinnucleoli auf. Bei allen diesen Fällen ist auffallend, dass das in den früheren Stadien zusammengeballte Kernchromatin wieder in dem Keimbläschen sich zu verstreuen begonnen hat (Fig. 54, Taf. VI). Ich erkläre mir diese Befunde folgendermaßen: Das in dem chromatischen Teil des Doppelnucleolus aufgespeicherte Chromatin ist beim Eintreten des Stadiums in welchem die Verstreuung des zusammengeballten Kernchromatins beginnt, aus der chromatischen Hälfte des Doppelnucleolus allmählich ausgewandert

und dadurch ist die Plastinunterlage frei von Chromatin geblieben. Von der ursprünglich chromatischen Hälfte des Doppelnucleolus bildet sich somit ein reiner Plastinteil. Dieser Umwandlungsprozess ist in den Fig. 77—75 veranschaulicht, in denen mit der fortschreitenden Auswanderung des Chromatins allmählich auch die tiefblaue Färbung des Plastins auftritt.

Solche Beobachtungen, dass die beiden Teile der Doppelnucleoli statt different, manchmal sich einheitlich und zwar in der Farbe der grösseren Hälfte (welche nach meinen Beobachtungen dem Plastinnucleolus entspricht) färben, sind oft auch an anderen Objekten gemacht worden, — von Obst (99) an Limax usw. ohne aber nach dieser Weise gedeudet zu werden. So z. B. in den Fällen wo eine Doppeltinktionsmethode zur Anwendung gekommen ist suchte man dieses abweichende Färbungsverhalten durch den verschiedenen Ausziehungsgrad der Farbe zu erklären. Damit der gleiche Erklärungsversuch nicht auch in dem beschriebenen Fall von Paludina Verwendung finden konnte, habe ich ausschliesslich solche Fälle besprochen wo nur eine Farbe zur Anwendung kam; — da ist diese Deutungsmöglichkeit ausgeschlossen.

Das Verhalten der Nucleoli bei der Ausbildung der Richtungsspindelchromosomen konnte ich nicht beobachten. Im Stadium der ausgebildeten Spindel fand ich aber immer einen Nucleolus im Plasma liegen. Solche Bilder und in gleichem Stadium haben auch Obst bei Limax und Wheeler (95) bei Myzostoma verzeichnet. Mit Eisenhämatoxylin färbt sich dieser Nucleolus schwarz, mit Hämatoxylin (Delafield) — blau, mit Borax-Carmin — Hämatoxylin nach Delafield — schwach rötlich blau, d. h. er zeigt die Eigenschaften eines Plastinnucleolus. In diesem Fall würden daher die Verhältnisse bei Paludina mit den Befunden Hartmanns an den Echinodermeneiern zu vergleichen sein. Bei seinem eingehenden Studium über das Schicksal des Doppelnucleolus bei der Ausbildung der Richtungsspindel der Seeigeleier, hat Hartmann nämlich dasselbe Gebilde im Plasma gefunden und dessen Entstehung aus dem ursprünglichen chromatischen Nucleolus (wie er in dem Keimbläschen dieser Tiergruppe vorhanden ist) verfolgen können, d. i. dass das Chromatin mit einem Teil von Plastin allmählich aus dem chromatischen Nucleolus auswandert um zur Ausbildung der Chromosomen der ersten Rich-

tungsspindel verbraucht zu werden. Das übrige Plastin bleibt dann im Plasma neben der ausgebildeten Richtungsspindel, als Plastinnucleolus liegen. Der letztere, wie das der Fall auch bei Paludina ist wird allmählich aufgelöst. Ich begnüge mich hier auf diese Ähnlichkeit der Befunde hinzuweisen, ohne ihre Bedeutung weiter zu besprechen.

Zum Schluss möchte ich noch auf einige Bilder aufmerksam machen, von denen ich auf die Fig. 79—82, welche von einem mit Hämatoxylin — Eosin gefärbten Präparat entnommen sind, eine vollständige Serie gegeben habe. Man bemerkt in manchen Eiern, dass der Doppelnucleolus sich der Länge nach auszieht (Fig. 78 und 54), um schliesslich an der Kernmembran anzustossen. An der Berührungsstelle wird die Kernmembran aufgelöst (Fig. 80), durch welche Öffnung eine Herauspressung der Nucleolarsubstanz in das Plasma stattfindet. Für diese Deutung sprechen die Bilder 81 und 82, welche in anderen Eiern zwei weitere Stadien dieses Prozesses zeigen. Man sieht, dass die Nucleolarsubstanz allmählich schwindet. Im Plasma selbst konnte ich von ihr nichts bemerken. Wahrscheinlich wird sie bald verändert oder sehr rasch aufgelöst. Bei der grossen Zahl der Nucleolen im Paludina-Ei, ist die gegebene Deutung der Bilder — d. i. dass ein Teil der Nucleolen ins Plasma ausgestossen wird, — Bilder die nicht selten zu finden sind, die einzig annehmbare, zumal solche Fälle auch bei anderen Tieren beobachtet und beschrieben worden sind (Schreiner [04] Myxine).

Dieser Befund spricht durchaus nicht gegen die hier vertretene Auffassung der Nucleolen. Eine Auflösung von einem Teil der Plastinsubstanz findet immer bei der Bildung der ersten Richtungsspindel statt (Hartmann, Obst). Bei der grossen Zahl der Plastinnucleoli bei Paludina ist eine Ausstossung derselben ins Plasma, noch vor dem Richtungsspindelstadium, — nicht unbegreiflich.

V. Veränderungen im Plasma: Chromidien, Dotterbildung.

Angesichts der Aktualität der Frage nach den funktionellen Veränderungen im Plasma und den damit eng verbundenen wichtigen theoretischen Anschauungen über Zellstruktur und

Zellphysiologie, habe ich diesen noch wenig aufgeklärten Fragen meine Aufmerksamkeit gewidmet. Das war auch der Grund, dass ich mich entschlossen habe, auch andere Vergleichsobjekte in die Untersuchung heranzuziehen um eine möglichst genaue und vollkommene Vorstellung über die hier sich anknüpfenden Problemen zu bekommen. So habe ich ausser den weiblichen Geschlechtszellen von Paludina, noch die männlichen Geschlechtszellen, sowie die weiblichen und männlichen Geschlechtsprodukte und Ganglienzellen von Helix untersucht. Die durch Beobachtung gewonnenen Tatsachen, lasse ich in diesem Kapitel folgen. Die theoretische Auffassung und Bedeutung derselben wird in dem allgemeinen Teil der Arbeit besprochen.

1. Eier von Paludina.

Taf. IV—VI.

Bevor ich mit der Beschreibung der Plasmaveränderungen beginne, will ich einige allgemein gültige Bemerkungen vorausschicken. — Alle Präparate an welchen ich die Chromidien [1]) und die Deutoplasmabildung untersucht habe, waren mit Petrounkewitsch's Gemisch oder mit reinem Sublimat fixiert und mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbt. Die in den Abbildungen wiedergegebenen Stadien sind nicht immer auch die typischsten für die Chromidien. In manchen Zellen sind die Chromidien weit zahlreicher und schöner entwickelt. Bei der Auswahl der Bilder musste ich aber, um nicht die Abbildungen weiter zu vermehren, auch die für mich wichtigen Verhältnisse im Kern berücksichtigen, ein Umstand, welcher mir die freie und die passende Auswahl der Bilder für die Chromidienentwicklung beschränkte. Von einer Kombinierung verschiedener

[1]) Wie bekannt, wurde der Begriff der Chromidien durch R. Hertwig (1899) in die Wissenschaft eingeführt. Mit diesem Namen hat er chromatisch sich färbende Teile im Protoplasma der Protozoen bezeichnet, die aus dem Kern stammen. Später (1904) hat R. Goldschmidt dem Begriff der Chromidien eine breitere Auffassung gegeben. Durch eigene Beobachtungen und durch zusammenfassende Erörterungen hat er versucht, die Identität der Protozoenchromidien, mit den chromatisch färbbaren Gebilden im Plasma stark funktionierender Gewebszellen der Matozoen, wie auch mit den bei den letzteren wiederholt unter dem Namen Mitochondria, Pseudochromosomen, Archoplasma, Nebenkern etc. bezeichneten Gebilde nachzuweisen, — eine Betrachtungsweise der ich mich vollkommen anschliesse

Bilder habe ich abgesehen. Darum werde ich bei der Besprechung auch Verhältnisse berücksichtigen, die zwar in den Abbildungen nicht wiedergegeben, aber in den Präparaten reichlich vorhanden sind.

Die Veränderungen im Plasma sind in zwei Phasen einzuteilen, die mit den zwei, schon früher besprochenen Phasen des Eiwachstums eng zusammenfallen. Die eine Phase, in welcher als Plasmaeinschlüsse hauptsächlich fast nur die Chromidien zu bemerken sind, reicht bis zum Dictyé Stadium, von welchem Stadium an die ausserordentlich reiche Entwicklung der Chromidien beginnt, und gleichzeitig damit auch die Prozesse, die zu der Bildung der Fetttropfen und des Deutoplasmas führen.

a) Erste Phase: Veränderungen im Plasma vor der Dotterbildung.

Die ersten Veränderungen treten gleich nach der begonnenen Differenzierung der Ovogonien auf. In dem gleichmässig feinwabig strukturierten Plasma, bemerkt man das Auftreten von kleinen, schwarz gefärbten Körnchen und Stäbchen, die in unmittelbarer Nähe von der Kernmembran sich befinden, ja gewöhnlich sogar sich ganz dicht an dieselbe anschmiegen (Fig. 13, 18, 21, Taf. IV). Das sind die Chromidien (bei der Beschreibung werde ich überall diese Gebilde mit dem Namen Chromidien bezeichnen; — die Gründe dafür werde ich in dem allgemeinen Teil erörtern), welche genau so tiefschwarze Färbung aufweisen, wie das Chromatin des Kernes selbst. In noch früheren Stadien — in den Ovogonien, — konnte ich die Chromidien nicht konstatieren, was mit der dichten Nebeneinanderlagerung der Zellen und die dadurch erschwerte Beobachtung in Zusammenhang zu bringen ist. In den folgenden Stadien nehmen allmählich die Chromidien an Quantität zu (Fig. 27, 28, Taf. IV) um in dem Schlussstadium dieser Periode eine ziemlich beträchtliche Menge zu erreichen. Gleichzeitig damit wird auch die Stäbchenform mehr und mehr ausgesprochen. Die Stäbchen weisen keinen gleichmässigen Durchmesser auf, sondern lassen kleine Höckerchen an ihrer Peripherie wahrnehmen. Für die ausgesprochenen Stäbchen, die sich in den späteren Stadien (Fig. 34, 35, Taf. V) und besonders in Stadien der zweiten Phase finden, ist die Entstehung durch Zusammenfügung von Körnchen und kleinen Stäbchen sehr gut denkbar. In den

Chromidialstäbchen sind manchmal stärker gefärbte Partien wahrzunehmen (Fig. 29, Taf. IV). Gewöhnlich sind die einzelnen Chromidien eingeschlossen in einer Hülle, die tiefer als das umgebende Plasma gefärbt ist.[1]) Das ist die Ursache, dass die zusammengehäuften Chromidien in einen dunkleren Grund eingebettet sind (Fig. 35). Erwähnenswert und augenfällig ist die stets vorhandene enge Beziehung zwischen Chromidienausbildung und Kernchromatin, was besonders in dem Stadium hervortritt (Fig. 25, 27, 28, 29 und Fig. 35), in welchem die Chromatinschleifen eine heteropole Anordnung annehmen. In diesem Stadium sind die Chromidien nur auf die Stelle beschränkt, an welcher die Chromatinschleifen die Kernmembran berühren. Da bemerkt man auch, dass die Chromidien so eng an die Kernmembran sich anschmiegen, dass diese undeutlich wird. Manchmal sieht es aus, als ob ein kontinuierlicher Zusammenhang zwischen den Chromidien und dem Kernchromatin vorhanden ist (Fig. 25, 27, 28 und 35).

Gegen das Ende der ersten Wachstumsphase beginnen einzelne Stellen von dem Plasma hier und da eine dunklere Färbung aufzuweisen (Fig. 30, 34, 35), Vorgänge, die, wie wir gleich sehen werden, ihre höchste Entwickelung in der zweiten Phase erreichen und die in engem Zusammenhang mit den in dieser Phase sich abspielenden Dotterbildungsprozesse stehen.

b. Zweite Phase: Vermehrung der Chromidien, Dotterbildung.
(Taf. V, VI).

Gleich zu Beginn dieser wichtigen Phase, tritt eine reichliche Bildung von Chromidien auf (Fig. 42, 43, Taf. V). Dieser Umstand ist beachtenswert, denn er zeigt den engen Zusammenhang, der zwischen Chromidienbildung und den Funktionszustand der Zelle existiert. Wie schon erwähnt, ist diese Phase durch eine rege Zelltätigkeit gekennzeichnet: die bis jetzt nur eine geringe Grössenzunahme aufweisenden Zellen, beginnen auf einmal sehr stark an Grösse zuzunehmen und gleichzeitig damit tritt die Bildung des Deutoplasmas ein. Die Chromidienbildung in dieser Phase, ist nicht allein auf gewisse Stadien beschränkt. Wie ein Blick auf die gegebenen Figuren zeigt, findet sie in

[1]) Diese dunklere Färbung der umhüllenden Plasmaschicht ist Folge der begonnenen Auflösung der Chromidien.

allen Entwicklungsstadien statt. Bilder, wie die in Fig. 47, 49 wiedergegebenen, zeigen ausserdem noch, dass, nachdem ein Teil von den Chromidien sich schon im Plasma verstreut hat, die Bildung neuer Chromidien weiter vor sich gehen kann.

In dieser Phase weisen die Chromidien abermals die schon früher erwähnte enge Beziehung zum Kern auf. Bilder, wie die in Fig. 42, 43, 46, 49 wiedergegebenen finden sich sehr oft. Das Anschmiegen an der Kernmembran ist so eng (Fig. 42, 43), dass dieselbe undeutlich wird und aussieht, als ob sie an dieser Stelle aufgelöst sei. Sehr oft sind daher auch Bilder zu sehen, von denen man den Eindruck bekommt, dass ein Teil mancher Chromidialstäbchen im Kern liegt, während ein anderer Teil ins Plasma ragt (Fig. 42, 43, 47). Die dicht an der Kernmembran auftretenden Chromidien entfernen sich allmählich und kommen in andere Plasmapartien zu liegen. Gleichzeitig mit diesem Prozess ist auch eine Länge- und Dickenzunahme der Chromidien zu beobachten (Fig. 40, 46, 47, 51, 53) welche sowohl durch Verschmelzung kleinerer Chromidialstäbchen, wie auch durch Aufquellen derselben bedingt sein kann. Es sind Anhaltspunkte vorhanden, welche zeigen, dass die beiden Prozesse gleichzeitig stattfinden. Für das Auftreten von Aufquellungserscheinungen spricht der Umstand, dass die Grenzen der vom Kern entfernten Chromidien etwas verschwommen werden und der graue Saum, der sie umgibt, ausgesprochener wird. Dieser letztere Prozess ist auch eine Andeutung für die beginnende Auflösung der Chromidien, was besonders gegen das Ende der zweiten Phase stattfindet. Neben den stark schwarz gefärbten Chromidien, sind dann auch solche zu sehen, die nur noch hier und da schwarze Körnchen aufweisen, der übrige Teil dagegen hat beträchtlich von seiner Färbbarkeit verloren und einen lichtgrauen Farbenton angenommen. Von diesem Stadium, bis zu dem, wo die Chromidien sehr schwache Färbbarkeit aufweisen, um später noch ganz zu zerfliessen, sind alle möglichen Übergänge zu beobachten (Fig. 41, 49, 50, 53).

Die ersten Andeutungen der Plasmaveränderungen, die die Dotterbildung einleiten, sind, wenn auch sehr selten, schon am Ende der ersten Phase zu bemerken. Manche Partien von Plasma nehmen ein dichteres Aussehen an und weisen dadurch dunklere Färbung als das übrige Plasma auf (Fig. 30, 34); Veränderungen,

welche besonders stark ausgesprochen in der zweiten Phase auftreten (Fig. 46—54). Diese dichteren Plasmapartien — die Deutoplasmakugel — haben eine rundliche oder schwach ovale Form. Sie treten anfangs in der Nähe vom Kern auf, später aber finden sie sich in verschiedenen Teilen der Zelle angelagert, indem sie immer mehr und mehr an Menge zunehmen (Fig. 43, 46, 47, 48, 50). Diese Dotterkugeln erreichen eine beschränkte Grösse und zeigen dann eine konzentrische Schichtung nach aussen. Im Innern der Kugel dagegen ist ein heller, stark lichtbrechender Körper eingebettet, der an den lebenden Eiern flüssiger Natur ist (Fig. 49, 52). Die weiteren Veränderungen, die an den Deutoplasmakugeln zu bemerken sind, bestehen darin, dass in den konzentrischen Plasmaschichten, die unmittelbar an dem helleren zentralen Körper anliegen, die Ausscheidung von meistens eckigen Körnchen, — Fettkörnchen — beginnt. Letztere nehmen nach Behandlung mit Eisenhämatoxylin eine eigentümlich glänzende schwarze Färbung an, welche ermöglicht, dass sie schon vom ersten Blick an leicht zu unterscheiden sind. Die Bildung der Fettkörnchen kann allmählich von den tieferen Rindenschichten der Deutoplasmakugel nach den peripher gelegenen sich ausbreiten. Figur 60 stellt eine stark vergrösserte Deutoplasmakugel dar. Die Fettkörnchenbildung ist so weit fortgeschritten, dass der helle Zentralkörper von ihnen ganz bedeckt erscheint. Bei manchen, und zwar gewöhnlich den kleineren Deutoplasmakügelchen ist auch zu bemerken, dass die scharfe Unterscheidung von zentralem Körper und Rindenschicht nicht vorhanden ist. Die Fettkörnerausscheidung geschieht dann im Zentrum der Kugel. Manche von solchen Deutoplasmakugeln, in deren Zentrum nur zwei schwarz gefärbte Körner vorhanden sind, die ihrerseits mit gesonderten dünneren, konzentrischen Plasmaschichten umgeben sind (Fig. 46, 47), erinnern sehr viel an die Bilder, die van der Stricht (05 b) bei der Dotterbildung in den Eiern von Vesperugo patula beobachtet hat. Ob eine volle Gleichartigkeit zwischen diesen Gebilden (corps vitellins) van der Strichts und die bei Paludina beobachteten existiert, kann ich mit Sicherheit nicht sagen, da die diesbezüglichen Zeichnungen van der Strichts nicht genügend detailliert sind. Trotzdem spricht der Eindruck, den man durch seine Beschreibung bekommt, sehr viel für diese Annahme.

Die an Grösse zugenommenen Deutoplasmakugeln zerfallen schliesslich in kleinere Kügelchen, indem dabei die in den ersteren aufgehäuften Fettkörperchen frei ins Plasma zu liegen kommen und sich später ganz in dasselbe verstreuen. Durch das allmähliche Ausfüllen des Plasmas von den kleinen Deutoplasmakügelchen bekommt dasselbe ein vakuoläres Aussehen. Am lebenden Ei sind die Deutoplasmakügelchen gelblich, wodurch auch die gelbliche Farbe der Eier bedingt ist. An den mit Sublimat fixierten und mit Hämatoxylin nach Heidenhain gefärbten Präparaten, erscheinen die Deutoplasmakügelchen als stark lichtbrechende Körper, welche an Präparaten, die mit Osmiumgemische hergestellt wurden, besonders deutlich hervortreten. Durch die fortschreitende Vermehrung der Deutoplasmakügelchen wird schliesslich die ganze Zelle ausgefüllt und das Ei bekommt allmählich das Aussehen der Fig. 54. Also, wir haben gesehen, dass die grossen Deutoplasmakugeln den Ausgangspunkt für die Fetttropfenbildung und die Bildung der kleinen Deutoplasmakügelchen darstellen. Durch diese Prozesse hat das Ei seine deffinitive Grösse angenommen. In dieselbe Zeit, an der sich das Ei mit Dottermaterial versorgt, fällt auch die Abnahme der Chromidien. Sie verschwinden aber nicht gänzlich, denn, wenn auch in nicht so grosser Zahl, sind sie in Eiern, welche schon die erste Richtungsspindel haben, noch vorhanden. In noch späteren Stadien werden sie ganz und gar aufgelöst; in den Furchungsstadien konnte ich sie nicht nachweisen. [1])

Ähnliche Dotterbildungsprozesse hat sehr eingehend auch van der Stricht (04, 05 a, b) bei den Säugetieren (Homo, Vesperugo) beschrieben. Einen gleichen Bildungsvorgang konnten auch seine Schüler F. d'Hollander, H. Lams, Eug. de Somer bei der Dotterbildung anderer Wirbeltiere (Aves, Pisces) feststellen. Es scheint, dass diese Bildungsweise allgemein verbreitet ist, da auch die Befunde Bluntschlis (04) an den Ascidieneiern (Cynthia microcosmus) sehr viel gemeinsames aufweisen.

[1]) Alle Bilder der zweiten Phase, an denen die Plasmastruktur nicht detailliert ausgeführt ist, stammen von Präparaten her, welche die Fetttropfen und die Dotterkörper ganz deutlich aufweisen, an denen die Chromidien aber nicht genügend deutlich gefärbt sind. In dem Stadium der ersten Richtungsspindel habe ich von einer detaillierten Wiedergabe der Plasmastruktur abgesehen, weil sie nichts neues (Fig. 54) bietet.

Über das Verhalten der Chromidien zu der Dotterbildung kann ich nichts bestimmtes aussagen. Ein Eingreifen der Chromidien in diesen Prozessen ist möglich, wie man sich aber dieses vorzustellen hat, ist mir unklar, das morphologische Bild gibt keine Anhaltspunkte darüber. Ganz in seinen Einzelheiten analysierbar ist dieser Anteil der Chromidien bei der Dotterbildung auch durch die ausgedehnten Untersuchungen van der Strichts und seiner Schüler nicht dargestellt worden, trotzdem dass van der Stricht mit Bestimmtheit sagt, dass „Les mitochondries interviennent dans la génèse du vitellus plastiques et du deutoplasme." Den engen Zusammenhang zwischen dem reichlichen Auftreten der Chromidien und der Dotterbildung konstatiert auch Bluntschli in seiner oben erwähnten Arbeit, ohne zu ganz bestimmter Deutung dieses Vorgangs zu kommen.

Auf diese Fragen werde ich nochmals Gelegenheit haben zurückzukommen.

2. Männliche Geschlechtszellen von Paludina.

(Tafel VI.)

Nach den eingehenden Untersuchungen Meves (00) über die Mitochondria (unter welchem Namen er die Chromidien beschrieben hat) bei der Spermatogenese von Paludina, habe ich gar nichts neues anzufügen. Seine Beobachtungen über ihr Verhalten und ihr späteres Schicksal kann ich nur bestätigen. Ich möchte nur einiges über ihre erste Entstehung, so wie ich sie an meinen Präparaten beobachten konnte, berichten, um die grosse Ähnlichkeit mit den entsprechenden Prozessen bei den Eiern von Paludina hervortreten zu lassen.

Die Chromidien entstehen auch hier als feine und dicht zusammengedrängte, stark schwarz gefärbte Körnchen, die eng an die Kernmembran angelegt, eine Kernhaube bilden (Fig. 121—123), wodurch die Kernmembran an dieser Stelle undeutlich wird. In späteren Stadien rücken die hier und da zu kleinen Stäbchen zusammengetretenen Körnchen von der Kernmembran zurück und kommen immer noch haufenartig zusammengeballt in das Protoplasma zu liegen.

Die Zahl der Chromidien ist weit grösser, wie in den Bildern wiedergegeben ist, wo sie nur im optischen Querschnitt nach Aufstrich mit Sublimat conc. fixierten und Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten gezeichnet sind.

Bemerkenswert ist das Bild Fig. 123, an welchem ausser den Chromidien noch die beiden Centrosomen sehr deutlich zu sehen sind. Sie liegen in einer schwachen Einbuchtung der Kernmembran und sind von einem deutlich auftretenden Hof umgeben, dem Idiozom der Autoren. Ich habe das Bild nur darum wiedergegeben, weil es zeigt, dass der oft zu beobachtende Zusammenhang zwischen Chromidien und Centrosomen nur topographischer Natur ist, bedingt wahrscheinlich durch den Umstand, dass sowohl Chromidien, wie auch Centrosomen gewöhnlich an der Stelle der grössten Plasmaanhäufung entstehen. Ausnahmen von diesem Verhalten sind sehr gut möglich.

3. Männliche Geschlechtszellen von Helix pomatia.

(Tafel VIII.)

Trotzdem die Chromidien bei den männlichen Geschlechtszellen von Helix schon öfters gesehen und beschrieben wurden, fehlt es an einer eingehenden Untersuchung, die es sich zur Aufgabe gestellt hätte, ihr Schicksal von der ersten Entstehung bis zur Ausbildung des fertigen Spermatozoons zu verfolgen. Das wäre aber bei Helix wünschenswert gewesen, da hier gerade so vielerlei strittig ist, wie z. B. die Frage nach dem Ursprung und die wechselseitigen Beziehungen der Mitochondrien, Pseudochromosomen, Nebenkern usw. Seit Platner, dem ersten, welcher den Nebenkern bei Helix gesehen hat, bleiben diese Fragen noch Gegenstand der Diskussion, ohne dass eine merkliche Aufklärung eingetreten ist. Durch die folgenden Beobachtungen hoffe ich, genauere Aufschlüsse bringen zu können.

Alle Bilder sind nach einem mit Flemmingscher Lösung fixierten und mit Hämatoxylin nach Delafield und Safranin gefärbten Präparate entworfen. Die Farben der Abbildungen entsprechen genau den Farben im Präparate. Die Chromidien sind ausserordentlich deutlich tingiert, weit deutlicher, als ich es in den Abbildungen wiedergeben konnte. Zum Vergleich waren auch mit Flemmingscher Lösung fixierte und mit reinem Safranin oder mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbte Präparate herangezogen, die genau dieselben Bilder ergaben. Weil mich hauptsächlich die Veränderungen im Plasma interessierten, habe ich die Umwandlungen, welche das Kernchromatin durchmacht, nur angedeutet.

Das erste Auftreten der Chromidien ist schon an den jüngsten Spermatocyten zu bemerken. Die Chromidien liegen nur ganz

dicht an der Kernmembran angeschmiegt und bilden eine kleine Kernhaube (Fig. 86). Dieser enge Zusammenhang zu dem Kern tritt sehr deutlich auch in den folgenden Stadien hervor (Fig. 87—91). Besonders in Fig. 87 und 88 ist das Anschmiegen so stark, dass die Kernmembran an der betreffenden Stelle undeutlich wird. In diesem Stadium sind schon grössere Körner und feine Fädchen zu bemerken, die sich um den Kern herum zu verbreiten beginnen (Fig. 88). Mit dem Eintritt der Spermatocyten in das pachytene Stadium beschränkt sich die in den früheren Stadien ausgebreitete Chromidialanhäufung auf die Stelle, wo die Chromatinschleifen die Kernmembran berühren, wie es auch der Fall bei Paludina war. Dieser enge Zusammenhang, der zwischen der Chromidienanhäufung und den Chromatinumwandlungen im Kern besteht, ist auffallend (Fig. 89—90). In noch weiteren Stadien nehmen allmählich die Chromidialfädchen an Menge zu, indem sie sich mehr und mehr um den Kern herum ausbreiten (Fig. 90, 91, 92). Zugleich wird ein Teil von den Chromidialkörnchen und Chromidialfädchen durch dickere Fäden ersetzt, die dicht zusammengedrängt in der Nähe vom Kern liegen (Fig. 91). In Fig. 92, die ein Stadium darstellt, in dem das Chromatin sich von neuem in dem ganzen Kern unregelmässig verstreut hat, bemerken wir, dass die Chromidialfädchen sich sehr viel vermehrt haben und den ganzen Kern umgeben, von den Körnchen sind nur kleine Reste geblieben. Es ist unzweifelhaft, dass die Körnchen und Fädchen in sehr engem Zusammenhang miteinander stehen und dass die ersteren als Entstehungsquelle für die zweiten zu betrachten sind. Diese Umwandlung der Chromidialkörnchen (die Mitochondrien der Autoren) in Chromidialfädchen (Chondromiten) ist so oft beobachtet und beschrieben worden (Benda [02], Meves [00], Ancel [02] u. a.), dass ich mich damit begnüge, sie an dieser Stelle nur nochmals zu betonen. Fig. 92 und 93 sind auch insofern wichtig, weil sie zwei Zwischenstadien für die Entstehung der dicken, zuerst von Platner (85) gesehenen und abgebildeten Chromidialfäden darstellen, die von den späteren Beobachtern (Heidenhain [00]) den Namen „Pseudochromosomen" erhalten haben. In Fig. 90 und 91 ist schon die erste Andeutung für die Pseudochromosomenbildung vorhanden. Deutlich treten sie aber erst in Fig. 92 und 93 hervor. In diesem Stadium haben sie schon an Menge

zugenommen, erinnern aber ihrer zarten Form nach noch an die Chromidialfädchen, von welchen sie durch Verkürzung entstehen. Die Pseudochromosomen können aber auch durch Zusammenlegung und Verschmelzung einzelner Chromatinkörner ihren Ursprung nehmen. Beide Prozesse sind ganz gut möglich. Z. B. in Fig. 90, 91 macht es den Eindruck, dass die dicken Fäden durch Zusammenlagerung von Körnern entstanden sind, für welchen Prozess auch die Fig. 88 und 89 sprechen. Fig. 92 und 93 sprechen dagegen mehr zu Gunsten der Annahme, dass hier eine Verkürzung der feinen Fäden stattgefunden hat. Prinzipiell wichtig in allen diesen Fällen ist der enge genetische Zusammenhang, der zwischen den Chromidialkörnern (Mitochondrien), Chromidialfädchen (Chondromiten) und den dicken Chromidialfäden (Pseudochromosomen) existiert, was aus den Bildern ganz deutlich hervorgeht. In den Präparaten sind zahlreiche diesbezügliche Übergangsstadien vorhanden. In ihrer typischen Form sind die Pseudochromosomen in den nächstfolgenden Stadien entwickelt (Fig. 94—95). Die Pseudochromosomen stellen dicke, zusammengeknäuelte Fäden dar, die gleichmässig stark gefärbt sind oder einen lichten Längsstreifen aufweisen.

Um die Aufzählung der Plasmaeinschlüsse, die sich in den Spermatocyten erster Ordnung vor der Teilung finden, zu beenden, möchte ich auch das rot gefärbte Gebilde (Fig. 94—95) erwähnen, das als „Spindelrestkörper" beschrieben ist und dem A. Bolles Lee (02) den Namen Hyaloplast gibt, indem er es nur aus dem zentralen Teil der Spindel entstehen lässt. — Auf die Diskussion dieser Frage will ich nicht eingehen, erwähnen möchte ich nur, dass nach dem, was ich gesehen habe, dieses Gebilde in der Tat als Spindelrestkörper zu bezeichnen ist. Ob aber die ganze Spindel (samt den „rayons fusorial" Bolles Lees) oder nur ihr zentraler Teil bei dieser Bildung beteiligt ist, lasse ich dahingestellt. Ich habe dieses Gebilde hier nur darum erwähnt, weil, wie wir später sehen werden, Bolles Lee will beobachtet haben, dass die Spindelfaserreste (die „rayons fusorial") in den Spermatiden den Ursprung des „Nebenkerns" geben, eine Behauptung, die, wie aus meinen Befunden klar hervortreten wird, sich nicht aufrecht erhalten lässt.

Die Umwandlungen, die sich bei der Teilung der Sperma-

tocyten I. und II. Ordnung abspielen, bringen nichts neues. Bei diesen Prozessen verteilen sich auch die Chromidien auf die neu entstehenden Zellen. Die Spermatiden weisen genau dieselben Bestandteile wie die Spermatocyten erster Ordnung auf, nur sind die Pseudochromosomen in geringer Zahl vorhanden, was damit zusammenhängt, dass sie sich bei der Teilung nicht vermehren, sondern auf die Teilprodukte nur verteilt werden. Ein weiterer Unterschied von den Spermatocyten erster Ordnung ist nun darin gegeben, dass von jetzt an auch die zwei Centrosomen ständig in der Nähe von Zellperipherie vorhanden sind. Gleich darauf beginnen wichtige Umwandlungen mit den gewöhnlich in der Nähe von Kernmembran liegenden Pseudochromosomen (Fig. 96), die ich näher schildern möchte. Fig. 98 zeigt, dass die Pseudochromosomen sich mit ihren Enden zusammengelegt und eine fast dreieckige oder in manchen Fällen polyedrische Figur gebildet haben. Fig. 97 stellt ein Übergangsstadium von der Umwandlung der Pseudochromosomen in das eben geschilderte Gebilde dar, welches der „Nebenkern" der Autoren ist. Ein Blick auf die Fig. 96, 97 und 98 zeigt, dass der Nebenkern nicht ein Gebilde für sich, sondern ein Zwischenstadium in den Umwandlungen der Pseudochromosomen darstellt. Gleichzeitig mit der Ausbildung des Nebenkerns beginnt auch dieser Teil der Chromidialfädchen, der bei der Ausbildung der Pseudochromosomen nicht teilgenommen hat, in der Nähe vom Nebenkern sich anzusammeln. Durch diese Veränderungen kommen wir zu dem Stadium Fig. 99, auf welchem die ersten Umwandlungen der Spermatide zum Spermatozoon zu erkennen sind. Der Kerninhalt hat sich kondensiert, und der Kern ist infolgedessen kleiner geworden; die Zelle hat eine länglich-ovale Form angenommen; die Chromidialfädchen sind in der nächsten Nähe von dem Nebenkern gelegen und zeigen dabei die sehr bemerkenswerte Erscheinung, dass sie wieder in Körner zu zerfallen beginnen. Durch diesen Prozess bekommen wir wieder einen Körnchenhaufen, der von kleinen, feinen Fädchen umsponnen ist. Die Pseudochromosomen, die den Nebenkern bilden, haben sich dichter zusammengelegt und ihm ein kompakteres Aussehen gegeben. In diesem Stadium sind aber noch an den Ecken des Nebenkerns die schwach vorspringenden Enden der Pseudochromosomen zu sehen. Die Pseudochromosomen des Nebenkerns

haben gar nichts von ihrer Färbbarkeit verloren. Sie färben sich genau so intensiv wie früher und zeigen genau dieselbe, früher geschilderte Struktur. Noch interessanter sind die weiteren Umwandlungen, welche die Chromidien und der Nebenkern bei den fortschreitenden Veränderungen der Spermatiden erfahren. Die Zelle (Fig. 100, 101) zieht sich mehr und mehr der Länge nach aus, der Kern zeigt immer eine zunehmend kompaktere Struktur und nimmt Herzform an. Von dem proximal am Kern gelegenen Centrosomalkorn ist ein Faden nach dem zukünftigen Kopf des Spermatozoons, von dem distalen Centrosomalkorn dagegen ist die Schwanzgeissel ausgewachsen.

Von jetzt an beginnt der Chromidialhaufen sich dem distalen Ende des Spermatozoons zu nähern, indem dabei auch eine feine Chromidialhülle um den Längsfaden herum zurückbleibt, von welcher wahrscheinlich der von Koltzow nachgewiesene Spiralfaden entsteht. Der Nebenkern folgt der Umlagerung des Chromidialhaufens langsam nach, wobei erneut eine Auflockerung der ihn bildenden Pseudochromosomen eintritt: die einzelnen Pseudochromosomen sind dadurch wieder ganz deutlich zu unterscheiden, doch behalten sie noch ihre gegenseitige Lagerung (Fig. 100, 101). Fig. 102 zeigt schon das beginnende Auseinandergehen der einzelnen Pseudochromosomen. Von diesem Stadium an bis zum Stadium Fig. 102—104, wo die Pseudochromosomen wieder ganz frei in dem Chromidialhaufen liegen, sind alle möglichen denkbaren Übergänge.

Inzwischen hat sich das Spermatozoon mehr und mehr seiner endgültigen Form genähert. Der Kopf hat Spindelform angenommen, das Plasma hat sich mehr und mehr gegen das Ende des Spermatozoons angesammelt und um den Faden herum nur eine dünne Plasmahülle zurückgelassen[1]. Gleichzeitig ist zu

[1]) Ich benütze hier die Gelegenheit einer von Bolles Lee in seiner letzten Arbeit (04) vertretenen Auffassung entschieden entgegenzutreten. Dieser Auffassung zufolge werde der ganze Plasmakörpor der Spermatide abgestreift. „De sorte que le Corps du Spermatozoïde achevé ne possède pas même le plus faible revêtement de cytoplasme (p. 425). „ . . . . . le Spermatozoïde de l'escargot n'est pas même une cellule histologiquement differentiée. — Il n'est qu'un noyau differentié; son corps ayant été formé tout entier par l'hyaloplaste, qui n'est autre chose que l'axe de noyau de la spermatide, et sa tête ayant été formé par le reste de ce noyau." — Aus meinen Beobachtungen und den gegebenen Abbildungen geht mit Sicherheit

bemerken, dass die dünne Chromidialschicht, die um den Faden herum abgelagert war, nicht mehr zu unterscheiden ist, sie sieht jetzt gleichmässig gefärbt aus und bildet eine dunkler gefärbte Scheide. Der übrig gebliebene Chromidialhaufen und die „Pseudochromosomen" sind in dem grossen Plasmaklümpchen an dem Schwanzende des Spermatozoons angesammelt. Die Pseudochromosomen sind dabei parallel dem Längsfaden orientiert. Fig. 103 zeigt einen Spermatozoenhaufen in gleichem Ausbildungsstadium. Fast in der Mitte der Spermatozoen sieht man eine Zone, in der die Chromidien und die Pseudochromosomen angehäuft sind. Solche Bilder sind sehr oft und zeigen das allmähliche Gleiten der Chromidien dem Längsfaden nach, gegen das Ende der Spermatozoen. Fig. 103a zeigt einen ziemlich schief ausgefallenen Querschnitt eines Spermatozoons, gerade von der Stelle wo die Chromidialansammlung sich findet. Die den Achsenfaden umgebenden Pseudochromosomen sind als kurze Stäbchen zu sehen. Die Fig. 105 und 106 stellen weitere Stadien der Ausbildung des Spermatozoons dar. Es zeigt fast seine endgültige Form, nur an seinem Ende ist noch ein kleines Plasmaklümpchen, mit an Zahl reduzierten Pseudochromosomen und Chromidien zu sehen. Noch einen Schritt weiter und diese, bei der Ausbildung des Spermatozoons nicht verwendete Plasmamasse und Chromidien sind abgestreift. (Die von mir gegebenen Bilder für diese letzten Stadien [Fig. 103, 104] der Chromidienumwandlung zeigen eine grosse Ähnlichkeit mit den entsprechenden von Pygaera [Meves, 03]).

Um den Achsenfaden des fertigen Spermatozoons (Fig. 107 bis 108) ist nur eine dunkler gefärbte Scheide zu sehen, die ein gleichmässiges Aussehen hat.

Im Anschluss an diese Schilderung möchte ich die Resultate erwähnen, die ich durch die Osmiumsäure-Methoden von Kopsch

hervor, dass ein Teil vom Plasma wirklich ausgestossen wird, aber mit nicht minderer Sicherheit ist auch festgestellt, dass das Plasma bei seiner Wanderung eine Umhüllung um den Achsenfaden herum zurücklässt Übrigens widersprechen alle bisherigen Beobachtungen an der Spermiogenese anderer Tiere vollkommen den Behauptungen Boller Lees. In der Rolle, welche der Hyaloplast bei der Ausbildung des Spermatozoons spielen sollte, kann ich Boller Lee auch nicht zustimmen, denn das von ihm als Hyaloplast beschriebene Gebilde ist deutlich im Plasma der sich ausbildenden Spermatozoon zu sehen. Auf diese Einzelheiten möchte ich aber hier nicht näher eingehen.

und Einar Sjövall, welche zur Darstellung den Netzbildungen in den Ganglienzellen dienen, auch an die Geschlechtszellen von Helix erzielt habe.

Nach der Methode von Kopsch (02) wurden zwei Versuchsserien gemacht:

a) Zwitterdrüse und Gehirn von Helix pomatia in 2% Osmiumsäure bei einer Temperatur von 25° C., 10 Tage lang behandelt.

b) Zwitterdrüse und Gehirn wurden in 1,5% Osmiumsäure nach der obenerwähnten Weise behandelt. Nach dieser Zeit wurden die beiden Serien 24 Stunden im Wasser ausgewaschen, in Paraffin eingebettet und geschnitten.

Für die Einar Sjövallsche Methode (05) habe ich gleichfalls die Zwitterdrüse und das Gehirn von Helix pomatia genommen. Die Objekte waren gemeinsam mit 10% Formol acht Stunden lang bei Temperatur 5° C. fixiert, eine Stunde lang im Wasser ausgewaschen, zwei Tage bei Temparatur von 35° C. mit 2% Osmiumsäure behandelt, nochmals mit Wasser (zwei Stunden) ausgewaschen und im Paraffin eingebettet.

Die Schnitte zeigten, dass die Chromidien, sowohl der männlichen wie auch der weiblichen Geschlechtszellen mit ausserordentlicher Deutlichkeit und Präzision geschwärzt waren. Der Kern war gelb tingiert mit tiefgelber Andeutung des Chromatins, das Plasma hellgrau und in ihm die feinsten Chromidialfädchen tief geschwärzt. In Fig. 109—113, Taf. VI gebe ich Bilder der nach der Sjövallschen Methode behandelten Präparate wieder. Um eine Vermehrung der Abbildungen zu vermeiden, habe ich nur die wichtigsten Stadien gezeichnet. Nach der schon früher über die Chromidien gegebenen Schilderung, brauche ich die Figuren kaum zu erläutern. Von ihrer ersten Entstehung (Fig. 109) kann man alle Zwischenstadien bis zur Ausbildung der Pseudochromosomen (Fig. 110, 111), des Nebenkerns (Fig. 112) und dessen nachträgliche Auflösung (Fig. 113) verfolgen. Hier tritt auch der allmähliche Übergang zwischen Chromidialkörnern, Chromidialfädchen, Pseudochromosomen und Nebenkern ganz deutlich hervor.

Um die grosse Ähnlichkeit zwischen den Chromidien bei den Geschlechtszellen von Helix und dem Netze der Ganglienzellen zu zeigen, habe ich aufs Geratewohl drei Ganglienzellen

(Fig. 114—116, Taf. VI) gezeichnet, die nach der Kopschschen Methode geschwärzt sind. Gerade solche Netzbilder habe ich auch mit der Sjövallschen Methode bekommen, nur mit dem Unterschied, dass dort die Fäden plumpere Gestalt zeigen.

Beim Durchsehen der Präparate fällt es gleich ins Auge, dass der Kerninhalt gar nicht geschwärzt, sondern eine gelbliche Färbung angenommen hat. Die Köpfe der Spermatozoen dagegen, wie auch die ganz kondensierten Kerne der Spermatozoenumbildungsstadien sind stark geschwärzt. Über das Verhalten der Chromosomen gegen die Osmiumsäure während der Äquatorialplatte konnte ich nicht ins Klare kommen, und das nicht darum, weil die erwünschten Stadien fehlen (in den mit Safranin gefärbten Präparaten sind diese sogar sehr oft zu sehen), sondern weil es ausserordentlich schwer ist, mit grosser Sicherheit eine Äquatorialplatte von den Pseudochromosomenanhäufungen zu unterscheiden. Die Spindelfiguren, welche mir dabei von grossem Nutzen gewesen wären, sind leider nicht zu sehen. Nach dem Gesehenen aber, wenn ich alle möglichen Fehler bei der Beobachtung in Erwägung ziehe, bin ich geneigt anzunehmen, dass die frei im Plasma liegenden Chromosomen nicht geschwärzt sind.

Später werde ich nochmals die Gelegenheit haben auf alle diese Fragen zurückzukommen.

4. Weibliche Geschlechtszellen von Helix pomatia.

(Tafel VI.)

Genau denselben engen Zusammenhang zwischen Chromidien und Kern finden wir bei den Ovocyten von Helix. Hier sind auch die Chromidien so dicht an den Kern angelagert, dass die Kernmembran an manchen Stellen gar nicht zu sehen ist. Dieser Zusammenhang ist von den jüngsten Eiern bis zu den ausgebildetsten zu verfolgen. Die Chromidialkörnchen bilden bei den jungen Eiern eine dichte Kernhaube. Die Körnchen vereinigen sich zu kurzen, dicken Stäbchen, die allmählich in das Plasma sich verstreuen. Weiter werde ich mich auf die Schilderung nicht einlassen, weil dabei eine Wiederholung des schon früher von den anderen Objekten Gesagten nicht zu vermeiden ist; ich verweise darum auf die Abbildungen (Fig. 117—120), die ganz genau auch in den Farbentönen gezeichnet sind und von demselben Safraninpräparat stammen, wie die von den männlichen

Geschlechtszellen. Von einer lückenlosen Bilderserie habe ich abgesehen. Die vier wiedergegebenen Bilder illustrieren zur Genüge die hier uns interessierenden Verhältnisse.

Die Osmiumsäure-Methoden ergaben auch bei den weiblichen Geschlechtszellen dieselben Resultate, wie bei den männlichen.

VI. Allgemeiner Teil.

Dies sind die Tatsachen. Sehen wir jetzt wie sie sich verhalten zu den bis jetzt bekannten und was für Schlussfolgerungen daraus zu ziehen sind.

1.

In der Ovogenese von Paludina sind die drei bekannten, noch von O. Hertwig (90) aufgestellten Perioden zu unterscheiden: die Vermehrungs-, die Wachstums- und die Reifungsperiode. Ein Überblick auf die zweite Periode von der Ovogoniendifferenzierung bis hinauf zu der Bildung des ersten Richtungskörpers zeigt die ausserordentlich grosse Kompliziertheit der Vorgänge, welche sich dabei abspielen. Dieser Blick lässt auch in den Umwandlungen, die dabei das Chromatin erfährt zwei grosse Phasen unterscheiden, die sich scharf hervorheben. In der ersten Phase, welche mit der Differenzierung des Keimepithels beginnt, sehen wir das in Klümpchen zusammengeballte Chromatin sich allmählich zu einem Faden individualisieren, welcher durch Verkürzung und darauf folgende Längs- und Querspaltung die künftigen Tetraden andeutet, um gleich darauf durch Umdifferenzierungsprozesse in den Zustand der klumpigen Chromatinanhäufung vollkommen zurückzukehren, welcher Zustand für die ganze, in anderer Beziehung wichtige zweite Phase charakteristisch ist. Das Vorhandensein dieser zweiten Phase nämlich, die gewöhnlich bei der Ovogenese der meisten wirbellosen Tiere fehlt, ist charakteristisch für Paludina. Sie ist es, welche mit der ersten zusammen, die grosse Übereinstimmung zwischen den Eireifungsprozessen bei Paludina und, die von v. Winiwarter (00) eingehend untersuchten, der Säugetiere bedingt. Die Übereinstimmung ist so gross, dass sie bis in die Einzelheiten sich erstreckt. v. Winiwarter hat in seiner Arbeit über die Ovogenese der Säugetiere (Hase, Mensch) genau dieselben Stadien und in der gleichen Reihenfolge, wie ich sie bei Paludina wiedergefunden habe, beschrieben. In den Säugetiereiern ist auch in

den Ovogonien und in dem nächstfolgenden Ovocytenstadium das Chromatin zuerst klümpchenartig auf das Liningerüst verstreut um sich später allmählich in einem Faden, vielleicht auch in mehrere, — anzuordnen und so den leptotenen Zustand des Kerns zu bedingen. Durch das Zusammendrängen dieses Fadens entsteht das Synapsisstadium, nach welchem v. Winiwarter die Verdickung und die polare Anordnung der Fäden beobachtet, — Stadium des pachytenen Kerns. In diesem Stadium erst findet das deutliche Auftreten einzelner, eine deutliche Längsspaltung aufweisenden Chromatinschleifen statt.[1]) Diese Andeutung zur Chromosomenbildung, wie das der Fall auch bei Paludina war, führt nicht zu der Teilung der Zelle, sondern es folgen gleich darauf Prozesse, welche die vollkommene Rückbildung und Auflösung der chromatischen Figuren bedingen. Die Längsspaltung der Chromatinschleifen erweitert sich mehr und mehr — Stadium des diplotenen Kerns. Die Chromatinschleifen selbst werden allmählich undeutlicher, das Chromatin fliesst auf das Liningerüst zu einzelnen Bröckchen und zieht sich schliesslich klumpenartig zusammen; — dictytenen Zustand des Kerns. Das Ei tritt in diesem Stadium in die zweite Phase, die Wachstumsphase, welche hier auch ausserordentlich lang ist und die eigentliche Wachstumsperiode des Eies darstellt. Die Ausbildung von Tetraden vor der ersten Reifeteilung konnte v. Winiwarter nicht beobachten. Von manchen pathologischen Fällen noch in der ersten Entwicklungsphase aber, in welchen er richtige Tetraden beobachten konnte, schliesst v. Winiwarter mit Recht auf ihr Vorhandensein auch in der ersten Reifungsspindel.

Diese in aller Kürze wiedergegebenen Befunde v. Winiwarters zeigen ohne weiteres die unverkennbare Ähnlichkeit der Ovogenese von Paludina mit der der Säugetiere. Wenn wir nach analogen Vorgängen bei der Eireife anderer Tiere suchen, so finden wir sie in keiner anderen Tierklasse mit solcher Deutlichkeit ausgeprägt. Anklänge nur lassen sich in der Ovogenese der Selachier, der Amphibien und der Copepoden erblicken, und das meistens nur in der ersten Ovocytenentwickelungsphase, in

---

[1]) Diese Längsspaltung soll nach v. Winiwarter nicht einen zuerst einheitlichen Faden in zwei dünnere Fäden zerlegen, sondern sie soll nur die in dem Synapsis parallel verlaufenden und miteinander verklebte Fäden wieder deutlich von einander trennen.

welcher die Chromatinveränderungen zu ziemlich gleichen Kernzuständen: leptotene, synaptene, diplotene etc., mit denen von Paludina führen. In dieser ersten Phase zeigen auch die Chromatinveränderungen bei Paludina sehr viele vergleichbare Momente mit denen der Spermatocyten anderer Tiere (vergleiche besonders Schreiner 04). In der zweiten Phase dagegen weicht die Ovocytenentwicklung der oben erwähnten Tiere beträchtlich von derjenigen bei Paludina ab. Bei den Selachiern z. B. kommt es nicht zu dieser so vollständigen Auflösung der chromatischen Figuren, wie sie bei Paludina und den Säugetieren zu beobachten ist. Mit der Ovogenese der Amphibien, welche in ihrer zweiten Phase durch komplizierte Umänderungen der Nucleolen ausgezeichnet ist, sind sogar die Berührungspunkte zu verschwommen.

Es frägt sich nun wie es kommt, dass die Ovogenese von Paludina so ausserordentlich grosse Übereinstimmung mit der Ovogenese der Säugetiere zeigt. Der wahrscheinliche Grund dafür ist wohl in den Bedingungen der Entwicklung und Reifung der Eier zu suchen, welche die Viviparatät mit sich bringt: bei den viviparen Tieren erfolgt die Reifung von je einem Ei in grossen Zwischenräumen von einander. Die vielen in der zweiten Phase vorhandenen Eier stellen somit einen ständigen Vorrat dar, von welchen von Zeit zu Zeit einzelne Eier zur Reifung kommen. So, in der ganzen Geschlechtstätigkeitsperiode von Paludina vivipara, welche Periode von April bis Ende Oktober dauert, reifen ungefähr 20—25 Eier, oder durchschnittlich genommen ein Ei jede Woche. Neben diesem ersten Moment kommt ein zweites in Betracht, das ist, dass für ihre weitere Entwicklung die Eier Ernährung von aussen bedürfen. Bei den Säugetieren haben wir analoge Verhältnisse: in grossen Abständen und meistens einzeln oder gleichzeitig in nur sehr geringer Zahl zur Reifung gelangende Eier. Diese grosse Übereinstimmung in den Eientwicklungsprozessen der beiden erwähnten Gruppen spricht nur dafür, dass die gleichen Bedingungen auch in so weit entfernt stehenden Tierklassen, gleiche Entwicklungsmodi Zustande bringen können. Wir sind ja auch längst gewöhnt zu sehen, dass die früheren Stadien der Entwicklung mehr durch äussere Verhältnisse, als durch systematische Verwandschaft bestimmt werden. Besonders klare Beispiele geben in dieser Beziehung die Furchungsprozesse, welche, wie bekannt ungeachtet der syste-

matischen Stellung der Tiere hauptsächlich durch die äusseren Bedingungen bestimmt und modifiziert werden.

Zu genau denselben Schlüssen, die eine Abhängigkeit zwischen der Art der Eiablage und den Verhältnissen im Keimbläschen zeigen, sind auch Häcker (92, 95) und Lübosch (01) gekommen. Der erstere von den Zuständen bei Cyklops ausgehend und sie vergleichend auf andere Tiere ausdehnend, findet einen engen Zusammenhang zwischen der Existenz des feinfädigen Stadiums des Kerns und der Periodizität der Eiablage.

Trotz der vielfachen Ähnlichkeit, welche in der ersten Ovocytenentwicklungsphase bei Paludina und derjenigen der anderen Tiere besteht, bin ich durch meine Beobachtungen zu Deutungen gekommen, die mit denen, welche von anderen Autoren für die entsprechenden Stadien gegeben wurden, nicht übereinstimmen. Der Grund dieser voneinander abweichenden Deutungen liegt darin, dass die hintereinander folgenden Chromatinveränderungen schwer mit Bestimmtheit zu fassen sind. In gleichem Maß, als die Stadien nach der Synapsis deutlich und leicht zu verstehen sind, ebenso sind sie vor und während derselben verwickelt und schwer zu analysieren. Gerade dieses letzte Stadium aber ist der Ausgangspunkt von weitausblickenden Hypothesen geworden. In dieses Stadium nämlich, welches am undeutlichsten von allen übrigen ist, hat man Vorgänge verlegt, die bisher noch in keinem Fall ganz sicher erkannt worden sind. Ich meine die Konjugation der Chromosomen. Man hat (Montgomery, Sutton, Mc. Clung, Boveri etc.) die Hypothese aufgestellt, dass das Zusammendrängen des Chromatins darin seinen Grund hat, dass die bis dahin getrennten väterlichen und mütterlichen Chromosomen sich dicht zusammenlegen, so dass schliesslich je ein väterliches Chromosom sich mit einem äquivalenten mütterlichen verbindet. Das ist der Grundgedanke der Gonomeriehypothese. Nach der Aufstellung derselben haben sich die Untersucher bemüht ihre morphologischen Grundlagen besser zu begründen. Als Hauptbeweis für die Richtigkeit dieser Hypothese wurde dabei der in dem Synapsisstadium oft deutlich zu beobachtende parallele Verlauf der Chromatinschlingen angeführt. Dem Verhalten des Chromatinfadens vor der Synapsis

wurde so gut wie gar keine Aufmerksamkeit geschenkt. Um aber mit Bestimmtheit sich für eine in dem Synapsisstadium stattgefundene Konjugation erklären zu können, muss man im Klaren über die sich noch im leptotenen Kern abspielenden Vorgänge sein. Denn bis jetzt, so viel ich weiss, ist nicht sicher bewiesen worden, ob im Leptotenenstadium ein einheitlicher Faden oder schon Fäden in der Normalzahl der Chromosomen vorhanden sind. Wenn das letztere der Fall und die Zahl der im Pachytenstadium auftretenden Chromatinschleifen halb so gross wäre, würde ja eine grosse Wahrscheinkeit für das Stattfinden einer Konjugation sprechen. Die in der Literatur bis jetzt vorhandenen Angaben leiden aber fast alle an diesem Uebelstand, d. i. die Stadien vor der Synapsis sind sehr wenig berücksichtigt. In den Fällen aber, in denen man sich intensiver beschäftigt hat, sind die Beobachter dazu gelangt, dass ein einheitlicher Faden vorliegt; so z. B. v. Winiwarter (00). Er nimmt an, dass der einzelne Faden bis zum Stadium des pachytenen Kerns fortbesteht, von welchem Stadium an erst deutlich gesonderte Fäden zu sehen sind. Es soll daher nach v. Winiwarter die Konjugation in der Synapsis zwischen den parallel verlaufenden Schlingen eines kontinuierlichen Fadens stattfinden, was ja auch möglich wäre, aber für die Berechtigung der Gonomeriehypothese keine grosse Bedeutung haben würde. Nicht ganz überzeugend sind auch die Angaben K. und E. Schreiners (04). So eingehend auch die Untersuchungen der letztgenanten zwei Forscher sind, so wenig sind wir noch im Klaren über den morphologischen Wert der Chromatinfäden, welche in der Synapsis conjugieren sollen. Der parallele Verlauf der Chromatinschlingen im Synapsis Kern beweist noch nicht das Stattfinden einer Konjugation, denn dieser parallele Verlauf muss ja unbedingt eintreten, wenn die Chromatinschlingen, wie das der Fall in der Synapsis ist, nach einem Zentrum hinströmen. Alle diese Betrachtungen schliessen natürlich nicht aus, dass bei manchen Objekten wirklich eine Verklebung der Chromadinfäden stattfinden kann, ob aber die letztere im Sinne der Vertreter der Gonomeriehypothese verlaufen würde, lasse ich dahingestellt. Bemerken möchte ich nur, dass es fast unmöglich ist, dsss in dem dichten, unentwirrbaren Knäuel des synaptenen Kerns eine Aufsuchung von gleichwertigen Chromosomen stattfinden kann. Dieser Prozess

könnte ja leichter in einem Stadium vor sich gehen, in welchem die Fäden locker in dem ganzen Kern verstreut liegen.

Bei dieser Sachlage und bei Berücksichtigung der Prozesse, welche sich sowohl vor, wie auch nach der Synapsis abspielen, bin ich geneigt anzunehmen, dass speziell bei der Ovogenese von Paludina eine Konjugation von Chromosomen im Synapsys-Kern nicht stattfindet. Ich deute den ganzen Vorgang, welcher sich vom Leptotenstadium bis zu dem pachytenen Kern abspielt als allmähliche Verkürzung eines einheitlichen Fadens, der dementsprechend auch dicker wird. Erst im Anfang des pachytenen Stadiums, wenn der Faden schon ziemlich verkürzt, verdickt und polare Anordnung angenommen hat, tritt eine Längsspaltung auf, die von einem deutlichen Zerfall des bis dahin einheitlichen Fadens in sieben hantelförmige, polar angeordnete Schleifen begleitet wird. Man könnte vielleicht daran denken, ob nicht die nach dem Synapsisstadium in reduzierter Zahl (7) auftretenden Chromatinschleifen für eine stattgefundene Konjugation während demselben sprechen würde.[1]) Diese Vermutung verliert aber an Wahrscheinlichkeit, wenn man die nächstfolgenden Vorgänge berücksichtigt, — denn etwas später tritt eine nochmalige Querteilung der Chromatinschleifen auf, die aber nicht zu vollständiger Trennung führt, sondern die dadurch neuentstandenen zwei Teile bleiben durch eine deutliche achromatische Brücke miteinander verbunden Diese Querteilung ist sonst durchaus der ersten gleichwertig und wir bekommen so die Normalzahl — 14 — der Chromosomen, von welchen jedes längsgespaltet ist. Je zwei hintereinander liegende und durch achromatische Brücke verbundene Chromatinschleifen stellen eine Tetrade dar. Durch diesen Modus ist die Bildung der typischen Tetraden (sieben an Zahl), wie sie später am Ende der zweiten Periode, zu beobachten sind, angedeutet. Es soll daher die halbreduzierte Zahl der Tetradenchromosomen als eine Pseudoreduktion aufgefasst werden, da jede Tetrade doppelwertig ist.

Gleich nach diesen Prozessen, welche sich in der ersten Ovocytenentwicklungsphase abspielen, treten Prozesse ein, welche die vollständige Auflösung der chomatischen Figuren bedingen.

---

[1]) Für diesen letzteren Vorgang würden besonders die Fig. 24 und 25 sprechen. Durch Konjugation der dort schon eventuell vorhandenen 14 getrennten Chromatinschleifen würde das Stadium in Fig. 27 entstehen.

Das Keimbläschen tritt somit wieder in ein Stadium ein, in welchem das Chromatin zunächst gleichförmig auf das Liningerüst verteilt ist; noch später tritt eine klümpchenartige Zusammenballung desselben auf. Es besteht somit kein Zusammenhang zwischen den Tetradenähnlichen Figuren der ersten Phase und denjenigen, welche in die erste Richtungsspindel eingehen.

Die in der Richtungsspindel eingestellten Tetraden konnte ich sowohl an Schnitt- wie auch an Totalpräparaten beobachten. In dieser Beziehung vervollkommnen meine Beobachtungen diejenigen v. Winiwarters, welcher die ausgebildete Tetrade in dem Stadium der ersten Richtungsspindel nicht beobachten konnte. Von manchen pathologischen Vorgängen in der ersten Periode, die zur Bildung von richtigen Tetraden führten (solche frühzeitig ausgebildete Tetraden — nach Diplotenstadium — sowie aber Mitosen mit nur längsgespaltenen Chromosomen — nach Pachytenstadium —, konnte ich auch an Paludina beobachten), schliesst er mit Recht, auch für ihr Vorhandensein bei dem normalen Entwicklungsgang: „Toujours est-il, que l'observation de tetrades est un fait important, même lorsqu'il s'agit de noyaux en karyolyse. les formes pathologique pouvant servir à l'explication et à l'interprétation des formes normales.“ [1])

Die von mir vertretene Auffassung der Tetraden bei Paludina als zwei längsgespaltene und hintereinander durch eine achromatische Verbindungsbrücke verklebte Chromosomen steht im Einklang mit den Beobachtungen, welche Rückert (93) von der Eireife und Tetradenbildung von Cyclops beschrieben hat. Auch bei Cyclops bilden sich die Tetraden durch Längs- und Querteilung der schon in reduzierter Zahl vorhandenen Chromatinschleifen. Die letzte Querteilung ist da auch unvollkommen und die beiden Hälften der Tetraden, die als gesonderte Chromosomen aufzufassen sind, bleiben durch eine achromatische Brücke dauernd verbunden. Ein fast gleicher Vorgang ist auch durch die Beobachtungen Korschelts (95) bei Ophryotrocha bekannt

[1]) Bei anderen Säugetieren, nach den Beobachtungen von Sobotta (Maus), Taffani etc. kommen keine Tetraden vor. In diesen Fällen sollen ähnliche Chromosomen entstehen, wie sie Carnoy und andere bei den Amphibien beschrieben haben, d. h. bei den Chromosomen der ersten Richtungsspindel soll eine doppelte Längsspaltung vorkommen.

geworden. Der Unterschied besteht nur darin, dass bei Ophryotrocha die Querteilung der in reduzierter Zahl vorkommenden Chromatinschleifen zur vollständigen Trennung der beiden so entstandenen Chromosomen führt. Die Bildung der Tetraden kommt nun bei dieser Polychaete dadurch zustande, dass je zwei längsgespaltene Chromosomen sich hintereinander legen. Die nach dieser Weise gebildeten Tetraden von Ophryotrocha sind sodann vollkommen gleichwertig mit denen von Cyclops und Paludina. Durch die Beobachtungen an Paludina finden ferner die Angaben Rückerts bei Cyclops ihre Bestätigung, Angaben, die neulich von Lerat (02) auf Grund neuer Untersuchungen bezweifelt worden sind, da er behauptet, dass die Tetraden bei Cyclops keine echten Tetraden sind, weil die von Rückert angegebenen Querspalte sich nicht nachweisen lässt. Die Ähnlichkeit der Chromosomen bei Cyclops mit Tetraden soll dadurch entstanden sein, dass das Chromatin sich mehr an den Enden des längsgespaltenen Chromosoms aufgehäuft hat. Die Reifeteilungen bei Cyclops sollen daher dem heterohomoeotypischen Teilungsschema seines Lehrers Grégoire (05) einzureihen sein. Wie bekannt, hat Grégoire den Versuch gemacht, alle Reifeteilungen, sowohl der tierischen wie auch der pflanzlichen Geschlechtszellen einem einheitlichen Schema einzureihen. Nach dieser Auffassung würden in der ersten Reifungsteilung stets Chromosomen eintreten, die aus zwei Ästen bestehen. Die erste Teilung trennt diese beiden Äste von einander (heterotypische Teilung). Die Tochterchromosomen erleiden schon in der Anaphase eine Längsteilung, gelangen so auch in die zweiten Reifungsspindel in welcher die beiden Längshälften getrennt werden: homoeotypischer Teilungsmodus. Die zweite Teilung würde somit sicher eine Äquationsteilung sein. „Si donc il intervenait ici (bei Cyclops) une reduction Weismannienne, elle se produirait non pas à la seconde cinèse (d'après le processus admis par Rückert et Häcker); mais à la première.“ (Lerat (02), p. 411). Die Stadien Lerats sind aber gerade an der wichtigsten Stelle für diesen Nachweis, wie er selbst angibt, unzureichend gewesen; er konnte die Vorgänge, welche sich bei der zweiten Reifeteilung abspielen, nicht beobachten.

Beim Übergehen in die erste Richtungsspindel stellen sich die Tetraden von Paludina mit ihrer Längsachse parallel der Äquatorialplatte ein, die Karyokinese trennt sodann gleichwertige

Hälften der die Tetraden bildenden Chromosomen. Die erste Teilung wäre dann eine Äquationsteilung im Sinne Weismanns. Die Einstellung der Dyade in der zweiten Richtungsspindel konnte ich nicht beobachten, aber nach den bis jetzt bei anderen Tieren beschriebenen Fällen, spricht alles dafür, dass die Teilung durch die achromatische Brücke der Dyade stattfinden wird. In diesem Fall gelangen verschiedene Chromosomen zur Verteilung; es wäre also ein Fall von Reduktionsteilung vorhanden. Bei dem ganzen Reifungsprozess werden wir somit eine Postreduktionsteilung haben. Ich begnüge mich, hier auf diese Deutung der Reifungsvorgänge bei Paludina, die man ihnen von dem Weismannschen Standpunkt aus geben kann, hinzuweisen, ohne dass es der Ausdruck meiner persönlichen Auffassung ist. Wie ich es am Ende der Arbeit auseinandersetzen werde, bin ich mit Fick (05) geneigt, allen diesen komplizierten Vorgängen nicht jene Bedeutung zukommen zu lassen, die ihnen jetzt fast allgemein von dem Weismannschen Standpunkte aus zugesprochen wird.

Wir haben nun weiter zu prüfen, wie sich die Befunde an Paludina gegenüber der von Boveri in mehreren Schriften verteidigten Individualitätshypothese der Chromosomen verhalten.

Die gleich nach der ersten Andeutung der Tetradenausbildung beginnenden rückgängigen Prozesse führen im Stadium des dictyenen Kernes zu einer vollständigen Auflösung der Chromatinschleifen und zu der Zusammenballung des Chromatins in einzelne Chromatinklümpchen, welche sich bald darauf in einen oder zwei grosse Chromatinhaufen ansammeln. Angesichts dieser tiefgreifenden Umwandlungen des Chromatins bleibt von der ersten Kernstruktur keine sichtbare Spur zurück; es kann dann von einer Erhaltung der Individualität der früheren Chromosomen keine Rede sein. Alles wird so umgeändert, so durcheinander geschoben, dass von einer Kontinuität der ursprünglichen Chromosomen nichts zu sehen ist. Genau solche tiefgreifende Umänderungen sind auch durch v. Winiwarter (00) bei den Säugetieren durch Carnoy und Lebruin (97—03) bei den Amphibien, von Fick (93) bei Axolotle, Lubosch (02) bei Triton etc. etc. beschrieben worden. Man kann nicht von der Kontinuität eines Gebildes sprechen, das während einer langen Periode vollständig verschwindet. Dem scheint nun zu widersprechen, dass

bei der Reifungsteilung die Chromosomen in derselben Zahl und in derselben Struktur, wie sie in der ersten Phase angedeutet wurden, auftreten. Ich kann aber „in der Zahlenkonstanz absolut keinen Beweis für die Erhaltung der Individualität“ (Fick 05) erblicken, übereinstimmend mit Fick, dessen Kritik über die Individualitätshypothese ich mich vollkommen anschliesse. Die Zahl der Chromosomen ist eine Zelleigenschaft, welche für jede Art charakteristisch ist und immer auftritt, wenn es nötig ist, das Chromatin gleichmässig auf zwei Zellen zu verteilen (siehe p. 105, auch Fick, Delage (99, 01). Die Individualitätshypothese kann sich daher in ihrem ursprünglichen Wert, der in der Annahme von verschiedenem morphologischen und physiologischen Charakter der einzelnen Chromosomen besteht, kaum erhalten. Die Individualitätshypothese Boveris und die sich eng daran anknüpfende Gonomeriehypothese Rückerts und Häckers haben zur Folge gehabt, dass bei der Betrachtung der Zelle ein grosser, ja sogar ausschliesslicher Wert auf die chromatische Substanz der Zelle gelegt wurde. Man ist so weit gegangen, dass Boveri (04) sogar die Frage, ob nicht vielleicht zwischen Chromosomen und Plasma eine Art symbiose besteht, als diskutabel erklärt. Eine glückliche und epochemachende Wendung von dieser Überschätzung des Chromatins, machen die Arbeiten Prof. Hertwigs, die eine rein physiologische Auffassung der Zelle durch Erforschung der Wechselbeziehung zwischen Kern und Protoplasma zu ergründen suchen.

An dieser Stelle wäre auch die Frage aufzuwerfen, was für eine Bedeutung die Rückbildungsprozesse der chromatischen Figuren, wie sie bei Paludina nach der ersten Ovocytenentwicklungsphase so deutlich hervortreten, hätten? Wie kommt es ferner zu einem Riesenwachstum der Eizelle unter gänzlichem Ausbleiben der Teilungen bei derselben? Wie kommt es, dass eine regelmässige Anordnung des Chromatins, wie sie als Vorbereitung zur Teilung aufzutreten pflegt, eine Rückbildung erfährt und in so offenkundiger Weise einer gleichförmigen Verteilung des Chromatins Platz macht? Ausgehend von seiner Lehre über die Kernplasmarelation hat R. Hertwig versucht, diese Prozesse als eine rückgängig gemachte Teilung auf-

zufassen.[1]) Wie bekannt, besagt diese Lehre, dass der Quotient, den man erhält, wenn man die Masse der Kernsubstanz durch die Protoplasmamasse dividiert, eine gesetzmässige Grösse ist. Gelingt es, wie es Gerossimoff für Spirogyren gezeigt hat, durch experimentelle Eingriffe die Kernmasse auf das Doppelte zu vergrössern, oder wird durch physiologische Zustände eine Vergrösserung der Kernmasse herbeigeführt, so wächst auch die Zellsubstanz auf das Doppelte, beziehentlich auf eine der Kernzunahme proportionale Grösse, d. h. die gesamte Zelle wird in entsprechender Weise grösser." Bei den Eizellen sind auch dieselben Vorgänge zu beobachten, d. h. ein starkes Wachstum des Kerns mit nachfolgendem Wachstum des Plasmas. Wie die Befunde an Paludina zeigen, tritt nach der ersten Ovocytenentwicklungsphase eine Teilungshinderung des Kerns ein, welche dadurch zum Ausdruck kommt, dass derselbe in dem Zustande der pulverisierten Chromatinverteilung, wie sie vor dem leptotenen Stadium zu beobachten ist, wiederkehrt. Die Teilung des Kernes bleibt aus; er wächst dadurch ins Übermässige und infolgedessen tritt auch das starke Plasmawachstum auf, welches für die zweite Phase der Ovocytenentwicklung charakteristisch ist. „Sollten die hier angestellten Erwägungen sich als berechtigt erweisen, so wäre die Enstehung von Riesenzellen mit Riesenkernen in folgender Weise zu erklären. Infolge von Ernährung und Wachstum bildet sich eine Kernplasmaspannung aus, welche ohne Kern- und Zellteilung nur durch Kernwachstum ausgeglichen wird. Dieser Prozess würde sich in regelmässigen Zwischenräumen wiederholen; wie es bei Eiern mit künstlicher Parthenogenesis geschieht, wenn die Teilungsimpulse nicht genügen um Kern — und Zellteilung zu bewirken." „Bei Protozoen- und Ovarialeiern würde die Kernplasmaspannung durch Ernährung immer neu erzeugt werden." Welcher Natur aber die Ursachen sind, welche die Auslösung der Hemmungsprozesse für die Teilung der Eizelle bewirken, lässt sich vorläufig nicht beantworten.[2])

---

[1]) Diese Gedanken von R. Hertwig sind in seiner noch nicht veröffentlichten Schrift „Über Cytotypisches und organotypisches Kernwachstum" enthalten. An dieser Stelle möchte ich dem Herrn Professor bestens danken, dass er mir gütigst die Arbeit im Manuskript zum Lesen gegeben hat.

[2]) Inzwischen habe ich meine Gedanken über die Natur der Geschlechtszellen und die bei denselben vorkommenden abortiven Teilungen näher präcisiert

2.

Jetzt komme ich zur Besprechung einer der strittigsten, dabei aber auch der interessantesten Fragen der Cytologie — der Frage nach der Entstehung und physiologischen Bedeutung der Chromidien.

Wie sind die Befunde an Paludina und Helix zu deuten und was für Schlussfolgerungen sind daraus zu entnehmen?

Bei den männlichen und weiblichen Geschlechtszellen von Paludina wie auch von Helix war ein Merkmal mit der grössten Konstanz und Regelmässigkeit immer wiederzufinden, d. i. bei ihrer Entstehung sind die Chromidien stets in engstem Zusammenhang mit dem Kern. Man sieht sie so dicht an der Kernmembran anliegen, dass diese undeutlich werden kann, ja man bekommt manchmal sogar den Eindruck, als ob die Membran an gewissen Stellen gänzlich aufgelöst ist. Ziehen wir dabei die auffallende Erscheinung in Betracht, dass ein gewisser Zusammenhang zwischen der Entstehungsstelle der Chromidien und den Umwandlungen, welche das Chromatin im Kern erfährt, existiert, z. B. dass im Pachytenstadium die Chromidien nur an der begrenzten Stelle der Kernmembran angehäuft sind, nach der die Chromatinschleifen konvergieren; dass die Chromidien sich erst später allmählich von dem Kern in das Innere des Plasmas verstreuen; dass jede neue Entstehung wieder dicht am Kern beginnt und dabei eine Verbindungsbrücke zwischen den neu entstehenden und den schon gegen die Peripherie der Zellen gerückten Chromidien erhalten bleibt; zieht man alle diese Befunde in Betracht, so ergibt sich als die nächstliegende Annahme, dass dieser enge Zusammenhang zwischen Kern und Chromidien nur genetischen Ursprungs sein kann. Alles deutet darauf hin, dass die Chromidien direkt aus dem Kern entstehen, um sich nachträglich in dem Plasma zu verstreuen. Für eine solche Deutung sprechen auch die Befunde Hertwigs (02, 03a, 04) an den Protozoen, bei welchen in gewissen Funktionszuständen Chromatin ins Plasma ausgestossen wird, dem Hertwig den Namen Chromidien gegeben hat. Es ist nur die Frage, ob wir berechtigt sind, die an der Protozoenzelle gewonnenen Resultate auch auf die Zellen der Matazoen zu

---

und eingehend in meiner Arbeit „Depression der Protozoonzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen“ ausgeführt. (Arch. f. Protistk. 1907.) Zusatz bei der Korrektur.

übertragen. Eine Antwort darauf geben uns die Experimente Goldschmidts (04a), welcher gefunden hat, dass, wenn man Ascariszellen stark funktionieren lässt, die Chromidien auch an Masse zunehmen. Er hat es ausserdem sehr wahrscheinlich gemacht, dass die Chromidien bei Ascaris direkt aus dem Kern entstehen. Gerade solche Beziehungen zwischen Zelltätigkeit und Entwicklung der Chromidien hat auch Mathews (99) bei den Pancreaszellen der Amphibien konstatiert[1]) und sie als vom Kern entstehend betrachtet. In seiner Arbeit über die physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni (04) erwähnt auch R. Hertwig, dass bei gewissen Zuständen des Eies Chromatin vom Kern ins Plasma ausgestossen wird. Denselben Ursprung haben auch Henschen (04) für die Chromidien der Eizellen von Helix und Schmidt (04) für die der Proteuseier angenommen. Da Goldschmidt erst kürzlich die hier einschlägige Literatur zusammengestellt hat, brauche ich nicht noch einmal auf sie einzugehen und kann auf die Arbeit Goldschmidts verweisen. Ich begnüge mich, nur zu betonen, dass bei einer so grossen Verbreitung und einer so grossen morphologischen und physiologischen Übereinstimmung der Chromidien bei den Proto- und Metazoen ein verschiedener Ursprung derselben unwahrscheinlich ist. Die grosse Verbreitung der Chromidien in stark funktionierenden Gewebszellen deutet darauf hin, dass sie nur Ausdruck eines wichtigen physiologischen Zustandes der Zelle sein können und dass dieser Zustand in dem ganzen Tierreich prinzipiell der gleiche sein muss.

Trotz der Angaben Hertwigs, welcher eine Entstehung der Chromidien aus dem Kern für Actinosphaerium bewiesen hat, konnte man nun die Ansicht verteidigen, dass es bei den Metazoen anders sei, dass die hier als Chromidien bezeichneten Gebilde im Protoplasma entstehen. Eine dritte Möglichkeit ist ausgeschlossen. Würde man annehmen, dass die Chromidien Plasmaursprungs sind, so bleibt der enge Zusammenhang, welcher zwischen Chromatin und Entstehung der Chromidien nachzuweisen ist, unverständlich. Unverständlich bleibt auch die Tatsache, dass die

[1]) Ich selbst habe von den Leberzellen von Planorbis Bilder, welche bis zu allen Einzelheiten vergleichbar mit denen von Mathews sind, bekommen, Befunde, die noch nicht veröffentlicht sind.

Chromidien nur dicht an dem Kern entstehen und nicht irgendwo in dem Plasma.

So viel man über die Entstehung und die Bedeutung des Nebenkernes in den männlichen Geschlechtszellen von Helix, welcher (der Nebenkern) als grosses und leicht sichtbares Gebilde zuerst die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt, geschrieben hat, so wenig ist die Frage nach seiner morphologischen und physiologischen Bedeutung geklärt. Um einen Überblick über die hier herrschenden Meinungsverschiedenheiten zu geben, will ich nur kurz die Anschauungen einiger Autoren wiedergeben, auf eine eingehende Berücksichtigung der einschlägigen Literatur verzichtend, da dies erschöpfend in der umfangreichen Arbeit Ancels (02) geschehen ist, auf die ich deshalb verweise.

Die erste Beobachtung des Nebenkernes in den männlichen Geschlechtszellen von Helix stammt von Platner (85). Über dessen Entstehung konnte damals der Verfasser nichts Bestimmtes sagen. Ein Jahr später (86) nimmt er an, dass der Nebenkern einen direkten Kernursprung hat, um in einer noch späteren Arbeit von dieser Meinung wieder abzukommen und die Ansicht zu vertreten, dass der Nebenkern aus dem Zwischenkörper der Spindel entsteht. Murray (98) bringt den Nebenkern in Zusammenhang mit der Sphäre und beschreibt in seinem Zentrum zwei Centrosomen. Die stärker gefärbten Ränder des Nebenkernes sind nur Teile von der Membran dieser Sphäre. von Korff (99) nimmt auch an, dass der Nebenkern von der Sphäre abstammt und bringt ihn in Zusammenhang mit dem Idiozom von Meves. Nach Bolles Lee (02) bildet sich der Nebenkern aus den Resten der Spindel (rayons fusorial). Diese seine Auffassung hält er auch in seiner neuesten Arbeit (04) aufrecht: „Le corps connus sous le nom Nebenkern n'est pas autre chose, qu'un paquet de rayons fusoriaux en dégénérescence, et ce fait a été demontré par l'observation continue sans aucune lacune (unterstrichen im Original) de ces rayons pendant toute la durée de leur existence.“

In seiner 1905 erschienenen Arbeit nimmt Tschassownikoff an, „dass der Nebenkern eine Anhäufung einer besonderen Substanz (nähere Angaben über dieselbe gibt der Verfasser nicht) darstelle, welche wie andere Organe — Kern, Centrosomen —

von einer Zellgeneration auf die andere übergeht und dabei wächst, was besonders beim Vergleichen der Grösse dieser Gebilde von den Spermatogonien und Spermatiden in die Augen fällt" (p. 339 —340). Zimmermann (91) dagegen leitet von dem Nebenkern die Asteren der achromatischen Figur ab usw.

Nach Prenaut (99) und Ancel (02) bildet sich der Nebenkern aus den im Plasma vorhandenen gefärbten Schleifen. Besonders wertvolle Beobachtungen in dieser Beziehung sind in der Arbeit Ancels vorhanden, in welcher er die Entstehung und die Umwandlungen des Nebenkerns bis zu der Ausbildung der Spermatiden verfolgt.

Durch meine Beobachtungen über Entstehung und Auflösung des Nebenkerns bin ich, wie aus der eben gegebenen Literaturübersicht hervorgeht, mit den Ansichten der meisten Autoren in Widerspruch geraten (Platner, Murray, Korff, Bolles Lee, Tschassownikoff, Zimmermann u. a.). Für mich ist der Nebenkern kein Gebilde für sich, sondern ein Zwischenstadium in der Umwandlung der Chromidien; denn wie wir gesehen haben, nach kurzer Existenz zerfällt der Nebenkern in seine Bestandteile, die Pseudochromosomen oder die Chromidialschleifen. In dieser Beziehung stimme ich vollkommen mit den Angaben von Prenaut und besonders mit denen von Ancel überein, die den gleichen Ursprung des Nebenkernes annehmen, ohne übrigens sein späteres Schicksal verfolgt zu haben. Eine wesentliche Abweichung von den Anschauungen dieser Forscher ist in der Frage nach der ersten Entstehung der Chromidien gegeben. Sie betrachten die Chromidien als ein höher differenziertes Plasma.

Was lehren uns nun die Beobachtungen am Helix? Sie zeigen, dass die von verschiedenen Autoren unter den Namen Mitochondria, Pseudochromosomen, Archoplasme, Ergastoplasme, Nebenkern, Idiozome (nur in gewissen Fällen), Idiozomrest beschriebenen Gebilde sich auf verschiedene, vereinzelt betrachtete Stadien einer und derselben Entwicklungsreihe der Chromidien beziehen. Über die Identität aller dieser Gebilde lässt sich kaum noch streiten. So sehen wir, dass die von Goldschmidt (04a) in seiner Chromidialapparatlehre vorausgesehene Einheitlichkeit der erwähnten Plasmaeinschlüsse, am Helix ihre vollste Bestätigung findet.

Einen Schritt weiter führen die an der Zwitterdrüse von Helix nach Behandlung mit der Osmiumsäure-Methode nach Kopsch (02) und der Formaldehyd-Wasser-Osmiumsäure-Methode nach Einar Sjövall (05), gewonnenen Tatsachen. Die dabei erzielten Schwärzungen entsprechen vollkommen bis in die kleinsten Feinheiten den Gebilden, welche ich mit den Safranin- und Eisenhämatoxylin-Färbungsmethoden bekommen habe; hier ist auch die erste Entstehung der Chromidien, ihre Umwandlung in Chromidialfädchen, in Pseudochromosomen und Nebenkern, der Zerfall derselben und die schliessliche Ausstossung der Chromidien ohne weiteres zu verfolgen. Mit genau derselben Deutlichkeit und Präzisheit ist auch der Apparato-reticolare (= die Osmiumnetze, d. h. jene im Plasma der Ganglienzellen vorkommenden färbbaren fadenförmigen Gebilde) geschwärzt worden. Diese Osmiumreaktion lässt die Homologisierung der Osmiumnetze der Ganglienzellen mit den Chromidien der Geschlechtszellen als sehr berechtigt erscheinen. Zumal sind die Netzfiguren der Ganglienzellen ebensogut auch durch andere Methoden nachweisbar. Holmgren (00—02) konnte sie nach der Fixierung mit Pikrinsäure-Sublimat mit Toluidin-Erythrosin färben; Nelis (99) hat sie nach Sublimatfixierung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbt. Die Gangliennetze sind auch von anderen Autoren mit den bei anderen Zellarten beschriebenen Plasmaeinschlüssen verglichen worden. Z. B. Fürst (00) homologisiert die Netze in den Ganglienzellen vom Lachs mit den Mitochondrien von Benda und den Pseudochromosomen Haidenheins. Einar Sjövall (05) findet es sehr wahrscheinlich, dass die Osmiumnetze der weissen Blutkörperchen und die der Ganglienzellen homologe Gebilde sind. v. Bergen (04) hat gefunden, „dass die Osmiumnetze in so gut wie allen Zellenarten dargestellt werden können.“ Einar Sjövall in seiner ausserordentlich vorsichtig gefassten Arbeit, identifiziert die von Ballowitz (00) in den Epithelzellen von Membrana descemetii als „Centrophormien“ beschriebenen Gebilde mit den Osmiumnetze der Ganglienzellen. Die Centrophormien, welche von Ballowitz durch Eisenhämatoxylin dargestellt, und die er in engen Zusammenhang zu der Sphäre brachte, haben sich ebensogut auch mit Osmiumsäure geschwärzt. Eine Beziehung der in den Ganglienzellen beschriebenen Osmiumnetze zu den Zentralkörperchen konnte auch Sjövall nachweisen. Das Netz

weist „während der ganzen embryonalen Zeit eine konstante und nicht zu verkennende Beziehung zu den Zentralkörperchen auf, jedoch ist diese nur eine Lagebeziehung; das Netz ist also keine „Sphärenstruktur“ (Ballowitz), sondern eine vollkommen selbständige Bildung.“ — Dass die Beziehung der Chromidien zu den Zentralperkörchen nur topographischer Natur ist, konnte ich auch an den männlichen Geschlechtszellen von Paludina nachweisen. An der Fig. 123, Taf. VI ist nämlich zu sehen, dass die beiden Centrosomen gerade auf entgegengesetzter Seite der Chromidialanhäufung liegen.[1])

Nach dem unzweifelhaft erbrachten Beweis, dass bei den männlichen Geschlechtszellen von Helix die Mitochondrien, Pseudochromosomen und der Nebenkern (mit seinen vielen Namen) verschiedene Stadien von der Entwicklung ein und desselben Gebildes — die Chromidien — sind, ist es dem färberischen und morphologischen Verhalten nach anzunehmen, dass auch die Osmiumnetze der Ganglienzellen und folglich die Centrophormien Ballowitzs, mit den Chromidien zu identifizierende Gebilde sind.

Am Schluss dieser Betrachtungen möchte ich die Tatsache[2])

---

[1]) Kürzlich konnte auch Zweiger (06) bei den Spermatocyten von Forficula die Unabhängigkeit zwischen Centrosom und Mitochondria (Chromidien) beobachten: die Centrosomen liegen nicht in dem Chromidialgebilde selbst, sondern in der Nähe desselben. Solche Fälle sind auch von Meves (00, 03) beschrieben worden.

[2]) In einer seiner späteren Arbeiten („Ein Versuch das Binnennetz von Golgi-Kopsch bei der Spermato- und Ovogonese zu homologisieren“, Anat. Anz. 1906) versucht Einar Sjövall die Osmiumnetze der Ganglienzellen und die Centrophormien Ballowitzs mit dem „Idiozomrest“ der Geschlechtszellen (was ja auch richtig ist) zu homologisieren. Diese Gebilde sollen ihrerseits eine scharf umgrenzte Gruppe von primären Zellbestandteilen darstellen, welche nichts mit den Mitochondrien (= Chromidien) zu tun haben und denen eine wichtige Rolle in dem Zellenleben zufallen würde. Von den schon besprochenen Befunden bei Paludina und Helix ausgehend, habe ich versucht nachzuweisen (näheres darüber siehe in meinem Artikel „Zur Frage der Homologisierung des Binnennetzes der Ganglienzellen mit den Chromidien der Geschlechtszelle“, Anat. Anz. 1906)

1) dass der „Idiozomrest“ nichts weiter als ein chromidiales Gebilde ist, welches als solches vollkommen dem gleichwertigen Gebilde der weiblichen Geschlechtszellen gleichzustellen ist, und
2) dass diese Gebilde, wie die Befunde an den Osmiumpräparaten von Helix zeigen, homolog dem Binnennetz der Ganglienzellen, resp. den Centrophormien von Ballowitz sind. — Zusatz bei der Korrektur.

nicht unerwähnt lassen, dass das Chromatin auch in der Äquatorialplatte der Geschlechtszellen, wie es mir schien, mit den Osmiummethoden völlig ungefärbt bleibt. Da ich der Ansicht beipflichte, dass die Chromidien vom Kerne abstammen, ist für mich dieses Verhalten von grosser Wichtigkeit. Wenn man aber bedenkt, dass das im Plasma ausgestossene Chromatin unter der Einwirkung desselben und den eintretenden Degenerationsprozessen chemische Veränderungen erfährt, wird vielleicht die Schwärzung der Chromidien verständlich sein.

Nach den vorangegangenen Erörterungen über die Entstehung und Umwandlung der Chromidien wird es berechtigt sein, sich näher mit der Frage nach ihrer Bedeutung und möglichen Funktion zu beschäftigen. Von der grossen Verbreitung, welche die Chromidien in den verschiedensten Geweben fast aller Tierklassen besitzen, ist auf ihre ausserordentlich grosse Wichtigkeit in dem Zellleben zu schliessen.

In der Beurteilung der Bedeutung der Chromidien stehen sich zwei Auffassungen gegenüber: die Auffassung R. Hertwigs (1899—1902), welche die Chromidienbildung als Konsequenz der physiologischen Tätigkeit der Zelle betrachtet. Nach der zweiten Auffassung, welche von Schaudinn (1903), besonders aber von Goldschmidt (1904) vertreten ist, steht die Chromidienbildung im Zusammenhang mit der wichtigsten Zellfunktion, der Vererbung. Von den Tatsachen bei den Proto- und Metazoen ausgehend, dass es bei gewissen Funktionszuständen der Zelle zu einem Austritt von Chromatinsubstanz aus dem Kern kommt, fasst Goldschmidt dieses ins Plasma ausgetretene Chromatin als solches auf, das ausschliesslich mit den trophischen Funktionen der Zelle im Zusammenhang steht und kommt zu dem Schluss, dass „jede tierische Zelle ihrem Wesen nach doppelkernig ist: sie enthält einen somatischen und einen propagatorischen Kern. Ersterer steht den somatischen Funktionen, Stoffwechsel und Bewegung vor und kann vorherrschend Stoffwechselkern oder Bewegungskern sein. Der propagatorische Kern enthält vor allem die Vererbungssubstanzen, denen auch die Tätigkeit zukommt, einen neuen Stoffwechselkern zu erzeugen.“ „Die beiden Kernarten sind gewöhnlich in einem Kern, dem Amphinucleus, vereinigt. Die Trennung kann in mehr oder minder hohem Maße erfolgen.“

— „In Gewebszellen kann die Trennung gar nicht bemerkbar sein, wie in den meisten nicht lebhaft funktionierenden Zellen, auch fertig ausgebildeten Eizellen. Innerhalb des Kernes kann sie dann besonders bei Eizellen bemerkbar werden in der Unterscheidung zweier Chromatinarten, des Idiochromatins und Trophochromatins. Deutlich wird dann die Trennung, wenn Teile des somatischen Kerns ins Plasma gelangen (im Original nicht unterstrichen), hier Chromidien bildend. Bei Drüsenzellen besonders tritt dies in regelmässigen Perioden ein, bei Eizellen während der Dotterbildung. Eine nahezu vollständige Trennung kann dann in Ganglienzellen und Muskelzellen verwirklicht sein. Der somatische Kern liegt als Chromidialapparat im Plasma, steht aber in engster Verbindung mit dem vorwiegend propagatorischen Kern, von dem aus er immer neu ersetzt wird."

In den zitierten Stellen sind die wichtigsten Anschauungen Goldschmidts über die Bedeutung der Chromidien kondensiert. Diese Betrachtungsweise setzt voraus das Vorhandensein von zweierlei chromatischen Substanzen in der Zelle, deren Aufgabe ist es, die Zellfunktionen zu dirigieren. Die eine Art des Chromatins hat nur mit der Vererbung zu tun (Idiochromatin), der anderen Art dagegen werden, gemeinsam mit dem Plasma, alle übrigen Zellfunktionen überlassen (Trophochromatin). Viele wichtige Bestätigungen scheint die Doppelkernigkeitshypothese in der Gruppe der Protozoen (Untersuchungen von Schaudinn, Prowazek, neulich auch von Neresheimer[1]) zu finden, bei welchen die Ausbildung der Geschlechtskerne in so prägnanter Weise vor sich geht, dass man es gestehen muss, dass die Vorgänge, welche sich bei der Geschlechtsvermehrung der Protozoen abspielen, vor der Hand keine andere einheitliche und zusammenfassende Deutung zulassen. Bei der Metazoenzelle ist ausserdem ein enger Zusammenhang zwischen Auftreten der Chromidien und der Funktionsintensität der Zelle zu bemerken. Das im Plasma ausgestossene Chromatin wird manchmal in dem Haushalt der Zelle benützt, z. B. Koltzow (06) sieht die Chromidien eine Rolle bei der Ausbildung der Arme der Dekapodenspermien spielen; viele Autoren haben von den Chromidien den Spiralfaden der Spermatozoen abgeleitet[2])

[1]) Der Zeugungskreis von Opalina. Sitzgb. d. Ges. f. Morph. und Phys. München, 1906, Heft 1.

[2]) Neulich hat Koltzow diese Entstehung für den Spiralfaden bei den Spermatozoen von Helix angegeben.

und letzteren in Zusammenhang mit der Bewegung des Schwanzes gebracht (Benda 02). Öfters ist auch beschrieben worden, besonders von Van der Stricht 04, 05a, b und seine Schüler Holander, Lams etc.), dass die Chromidien direkt an der Ausbildung des Deutoplasmas teilnehmen. Bei anderen Fällen werden aber die Chromidien einfach im Plasma aufgelöst (Gewebszellen).

Da Goldschmidt in seiner Doppelkernigkeitshypothese versucht, die Tatsachen von den grossen Chromatinverlusten besonders bei der Entwicklung der Geschlechtszellen im Einklang mit den Vererbungstheorien Weismanns zu bringen, kommt er dadurch in enge Berührung mit den herrschenden Anschauungen über das Vererbungsproblem. Infolgedessen kann auch eine eingehende Kritik seiner Hypothese nur von hier ausgehen. Es hiesse die Rahmen meiner Arbeit überschreiten, wenn ich mich hier in die Frage einliesse, ob wir überhaupt berechtigt sind, in dem Chromatin den ausschliesslichen Träger der Vererbung zu sehen und schliesslich, ob die Auffassung über eine scharfe Trennung von zweierlei Chromatine — Tropho- und Idiochromatin — beizubehalten ist. So sehr auch die mikromeristischen Vererbungstheorien ein wohl geordnetes Ideenganze darstellen, lässt es sich nicht verhehlen, dass im letzten Punkt alle diese Vorstellungen mutati mutandis zu der alten Präformationslehre zurückführen. Die Stimmen, welche sich in der letzten Zeit gegen diese Auffassungsweise immer wieder erheben und die Tatsachen [1]) sowie die theoretischen Betrachtungen, welche sich gegen dieselbe geltend machen können, mehren sich mehr und mehr (O. Hertwig, Fick [06] u. a.). Abgesehen von diesen allgemeinen Erwägungen behält die Goldschmidtsche Auffassung, besonders in der Gruppe der Protozoen, den Wert einer zusammenfassenden und konsequent durchgeführten Arbeitshypothese.

Der Auffassung Goldschmidts steht diejenige R. Hertwigs (02, 03a, b, 04) entgegen, welch letztere bei der Beurteilung der Zellvorgänge von einem rein physiologischen Standpunkt aus-

[1]) Ich erwähne hier nur die neuen Untersuchungen Godlewskys jun., welche, wenn auch noch nicht nachgeprüft, zeigen, dass der Anteil des Plasmas bei der Vererbung nicht zu unterschätzen ist. Godlewsky hat gefunden, dass die mit Crinoiden Sperma befruchteten kernlosen Echinideneier die Charaktere der Echinidenlarven aufweisen.

geht und zwar von der Lehre der Kernplasmarelation [1]. R. Hertwig konnte nachweisen, dass bei den stark funktionierenden Zellen ein übermässiges Wachstum des Kerns zu Ungunsten des Plasmas stattfindet. Das für das normale Leben der Zelle nötige Gleichgewicht in der Kernplasmarelation wird dadurch gestört. Die Zelle sucht sich aus diesem Zustand herauszuhelfen, indem sie ein Teil von dem Kernchromatin ins Plasma ausstösst, Chromidien bildend. Diese Auffassungsweise erklärt damit auch das Zusammenfallen zwischen der starken Zellfunktion und reichlichen Chromidienausbildung. Das Austreten der Chromidien vor der Teilung der Geschlechtszellen kann somit als ein Vorgang aufgefasst werden, der die in abnormen Zustand geratene Zelle, teilungs- und lebensfähig macht.

Von diesen Anschauungen R. Hertwigs ausgehend, fasse ich auch die Entstehung der Chromidien als einen Prozess auf, welcher den Zweck hat, die Kern-Plasmarelation aufrecht zu erhalten. Ich betrachte die Chromidien als morphologische Konsequenzen des Zellwachstums und der Zelltätigkeit.

Trotzdem unsere Kenntnisse in den intimeren Prozessen des Zelllebens sehr mangelhaft sind und noch keine in grossen Zügen durchführbare Zusammenfassung ermöglichen, verspricht doch die durch die Arbeiten R. Hertwigs inaugurierte Richtung, welche sich zur Aufgabe gestellt hat, die Wechselbeziehungen zwischen Kern und Plasma tiefer zu erforschen, wichtige Aufschlüsse über das Zellleben zu erbringen. Beim Verfolgen des Grundgedankens Hertwigs über die Kernplasmarelation bin ich zu Anschauungen gekommen, welche in vielen Punkten sehr viel gemeinsames mit den Ausführungen Hertwigs aufweisen, obwohl diese von anderem Gesichtspunkt aus gemacht sind. Viele Berührungspunkte sind auch mit den Anschauungen Ficks (06) gegeben. Nachstehend werde ich versuchen, diese Gedanken kurz zu skizzieren, in der Annahme, dass dies auch dann von Nutzen ist, wenn sie auch das Schicksal so vieler bis jetzt ausgesprochener allgemeiner Vorstellungen teilen sollten.

Von dem Standpunkt der Kern-Plasmarelationslehre ausgehend, sehen wir, ob nicht eine befriedigende Erklärung für die so hoch komplizierten Teilungserscheinungen der somatischen Zellen und die alleinstehenden Reifungserscheinungen der Ge-

[1] Näheres über die Grundgedanken dieser Lehre siehe Kapitel VI, S. 94.

schlechtszellen zu geben ist — Teilungen, die als Hauptbeweis für die Wahrscheinlichkeit der Vererbungstheorien Weismanns angesehen sind.

Die durch Hertwig (05) angeregten Untersuchungen E. von Wirzbizkis zeigen, dass in dem Wachstum des Kerns zwei Momente zu unterscheiden sind: — funktionelles Wachstum und Teilungswachstum. Das letztere bedingt die rasche Zunahme der Kernmasse auf das doppelte vor der Teilung der Zelle. Die Kernplasmaspannung steigert sich, und ein Zurückkehren zu dem normalen Zustand wird nur durch eine strikte Verteilung des Chromatins auf zwei Zellen ermöglicht: die Zelle teilt sich und dadurch wird die normale Kernplasmarelation wieder hergestellt. Eine strikte Verteilung des Chromatins ist aber in einem nicht differenzierten Zustand, in einem Zustand, wo das Chromatin auf dem ganzen Liningerüst verstreut ist, wie das in dem Ruhekern der Zelle der Fall ist, undenkbar, sie ist mechanisch unmöglich. Sie wird ermöglicht nur durch das Anordnen des Chromatins in Stäbchen, Schleifen und anderen geometrischen Formen, die durch Quer- oder Längsteilung eine gleichmässige Halbierung zulassen. Die Zahl der dabei sich differenzierenden Chromatinfiguren — der Chromosomen — ist eine Zelleigenschaft speziell für jede Tierart. Dass dieselbe aber nicht von grosser Bedeutung ist, zeigt der grosse Unterschied, welcher bei nächstverwandten Arten und Subspezies auftritt. In dieser Beziehung stimme ich mit den von Fick (05) in seiner Chromatin-Manövrier-Hypothese entwickelten Anschauungen überein. Das Auftreten der komplizierten karyokinetischen Figuren und die Individualisierung der Chromosomen aus dem Kerngerüst ermöglicht somit die Herstellung der normalen Kernplasmarelation der Zelle.

Weit merkwürdiger und unverständlicher scheinen die nur in den Geschlechtszellen vorkommenden zwei Reifungsteilungen aus denen Zellen entstehen, die im normalen Zustand teilungsunfähig sind, und ohne das herantreten der Befruchtung unfehlbar zu Grunde gehen. (Von dieser Regel gibt es zwar Ausnahmen: die Drohneneier etc.— siehe S.107). Die Teilungen der Geschlechtszellen unterscheiden sich somit von denen aller übrigen somatischen Zellen. Während bei den letzteren die Teilung als ein Regulationsprozess anzusehen ist, sind die Reifeteilungen nicht in

dieser Kategorie anzuordnen. Durch das Ausbleiben des Chromatinwachstums zwischen den beiden Reifeteilungen wird dieselbe Chromatinmenge, welche in normalen Verhältnissen (bei den somatischen Zellen) auf zwei Zellen verteilt wird, nun auf vier Zellen verteilt und der nach der ersten Reifungsteilung herbeigeführte Normalzustand wird dadurch hochgradig gestört. [1]) Dieser anormale Zustand wird erreicht durch das Auftreten von der Tetradenbildung. Alle die komplizierten Prozesse, welche die Tetradenbildung begleiten, haben den Zweck, eine möglichst präzise Verteilung des Chromatins auf die vier Zellen herbeizuführen. Sie enthalten, sozusagen, kondensiert die Prozesse, welche in den normalen Teilungen auf zwei Zellgenerationen entfallen. Es ist durchaus gleichgültig, wie die Tetraden dabei zustandekommen, ob eine Konjugation oder nur eine Längs- oder Querteilung eintritt, ob in der Richtungsspindel die erste resp. die zweite Teilung der Tetraden eine Längs- oder eine Querteilung ist. Wichtig ist der Endzweck; dass das Chromatin auf vier Zellen verteilt wird. Die Herbeiführung dieser Vierteilung des Chromatins (Zoogonnes, Goldschmidt (5) ist aber auch durch andere Modi denkbar. So sehen wir, dass die Tetraden durchaus nicht in dem ganzen Tierreich verbreitet sind. Was für ein Modus für die Vierteilung des Chromatins in den verschiedenen Arten und Tierklassen sich verwirklicht, ist für den Endzweck nicht von Bedeutung, wie es auch der Fall war mit der Zahl der Chromosomen bei den gewöhnlichen karyokinetischen Teilungen. Das letztere, wie das erstere ist eine Zelleigenschaft, ein Manöverierzustand des Chromatins, wie ich ihn mit dem Ausdruck von Fick für die somatischen Teilungen bezeichnen möchte.

So sehr auch man bemüht war, von dem Weismannschen Standpunkt ausgehend, ein einheitliches Schema in allen diesen Prozessen zu entdecken, ist es doch nicht geglückt. Es sind so viel Modi von Tetradenausbildung und Verteilung bekannt

[1]) In diesen seltenen Fällen sogar, wo zwischen den beiden Reifungsteilungen eine Ruheperiode eingeschaltet ist, kommt es niemals zu einer Verdoppelung des Chromatins. Das Chromatin weist inzwischen nur eine unbeträchtliche Grössenzunahme auf. Ich erinnere nur an die Angaben Hertwigs (98) bei den Reifungsteilungen von Actinosphaerium und an die daran anknüpfenden Verallgemeinerungen.

geworden, dass man sich kaum mehr zurecht finden kann. Wenn wirklich die Tetraden diese Bedeutung hätten, die ihnen die mikromeristischen Vererbungstheorien zuschreiben, so müsste, angesichts der Wichtigkeit der sich dabei abspielenden Prozesse, eine grosse Einheitlichkeit in dem ganzen Tierreich nachzuweisen sein. Das ist aber nicht der Fall.

Es ist aber ein Unterschied in den Reifungsteilungen der männlichen und weiblichen Geschlechtszellen. Während bei den männlichen Geschlechtszellen auch das Plasma gleichmässig verteilt wird und dadurch vier ziemlich lebensfähige Zellen entstehen, in denen die Kernplasmastörung durch den grossen Chromatingehalt bedingt wird (ein Teil vom Plasma wird nachträglich bei der Spermienhistogenese abgestreift), verläuft die Reifung der Eier derart, dass dem späteren Schicksal gemäss, nur eine von den Zellen die ganze Plasmamasse enthält, indem die Richtungskörper nur verschwindend kleine Plasmamengen bekommen. Die Kernplasmarelation wird hier durch die grosse Plasmamasse hochgradig gestört. So sehen wir, dass die Ursache der Störung in den beiden Geschlechtsarten gerade im entgegengesetzten Verhältnis zwischen Kern und Plasma beruht. Durch das Auftreten von der Amphimixis wird dadurch die Eizelle in den Zustand vor der Ausstossung der zweiten Richtungskörper gebracht; das Ei wird in Bezug auf Chromatinmenge in den Zustand des parthenogenetischen Eies versetzt und dadurch von neuem Entwicklungsfähig gemacht. Wir kommen daher zu dem Resultat, dass die Befruchtung, von der gewöhnlichen Parthenogenese nur den Vorteil der Amphimixis für sich hat.[1]) Das befruchtete, wie auch das gewöhnliche

[1]) Wenn auch gewöhnlich bei der Reifung der parthenogenetischen Eier die Bildung des zweiten Richtungskörpers ausbleibt, oder die angebahnte Bildung desselben rückgängig gemacht wird (Artemia — Brauer [93], Petrounkewitsch [02], kommen auch Fälle vor, wo parthenogenetisch sich entwickelnde Eier zwei Richtungskörper bilden (Drohneneier u. a.). Über die hier möglichst mitspielenden Regulationsprozesse, welche die betreffenden parthenogenetischen Eier entwicklungsfähig machen, wissen wir bis jetzt gar nichts, wie wir auch durchaus im unklaren sind über das Wirken der Chemikalien bei der Herbeiführung der künstlichen Parthenogenese. Es ist möglich, dass in den beiden Fällen ähnliche Regulationsprozesse sich abspielen, welche im Stande sind, eine Normierung der Kernplasma Relation herbeizuführen. Indem ich mich weiterer blossen Spekulationen über diese Fragen enthalte, begnüge ich mich mit der Konstatierung dieser Schwierigkeiten und mit dem Hinweis, dass sie später einmal vielleicht befriedigend erklärt werden können.

parthenogenetische Ei (welches nur einen Richtungskörper gebildet hat) unterscheiden sich aber von den durch gewöhnliche somatische Zellteilungen entstandenen Zellen dadurch, dass durch die Richtungskörperbildung immer noch eine Kernplasmaspannung erhalten bleibt, welche durch die grössere Plasmamasse bedingt wird. Dieser Zustand verursacht die rasch aufeinanderfolgenden Teilungen der Eizelle bis zu dem Stadium, in welchem die Kernplasmarelation in den normalen Verhältnissen zurückkehrt und dadurch die Furchungszellen das Tempo der gewöhnlichen somatischen Zellteilungen annehmen. —

Auf die Frage, wie diese merkwürdigen Regulationsprozesse in den Geschlechtszellen zu Stande gekommen sind, möchte ich nicht näher eingehen. Die sich dabei aufdrängenden phylogenetischen Spekulationen haben vorderhand bei den noch sehr mangelhaften Kenntnissen der Zellphysiologie keinen grossen Wert. Sie werden uns nur von dem Terrain der Tatsachen entfernen.[1])

Zusammenfassung.

1. In dem Eiwachstum von Paludina vivipara lassen sich zwei scharf abgegrenzte Phasen unterscheiden:
   a) Die erste Phase ist die, welche von den Ovogonien beginnend sich bis zum Dictyestadium erstreckt. In das Ende dieser Phase fällt die erste Andeutung der Tetradenbildung.

[1]) In dem einen Jahr, welches seit dem Niederschreiben dieser Arbeit verflossen ist, habe ich Gelegenheit gehabt die Verhältnisse bei noch anderen Geschlechts- und Gewebszellen und besonders die Verhältnisse bei der Fortpflanzung der Protozoen durch eigene Beobachtungen näher kennen zu lernen. Indem ich die bei den Protozoenzellen (Infusorien) gewonnenen Tatsachen auf die Geschlechtszellen der Metazoen vergleichend verallgemeinerte, bin ich zu präziseren und in manchen Punkten bischen abweichenden Auffassungen über die Natur der Geschlechtszellen und den bei denselben sowohl während der Vermehrungs- als auch während der Wachstumsperiode sich abspielenden Vorgänge gekommen, als die sind, welche ich hier in den letzten drei Seiten wiedergegeben habe. Diese theoretischen Anschauugen habe ich in meiner Arbeit „Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen" ausgeführt. Da ich in der erwähnten Arbeit eine einheitliche Auffassung auch der Vorgänge, welche sich bei der Eibildung von Paludina abspielen zu geben versucht habe, verweise ich auf dieselbe als Ergänzung und nähere Präzisierung der hier gestreiften Fragen. — Zusatz bei der Korrektur.

b) In der zweiten Phase treten im Keimbläschen Rückbildungsprozesse auf, welche zu einer vollständigen Auflösung der in der ersten Eientwicklungsphase differenzierten Chromatinfiguren führen; das Keimbläschen kehrt wieder zu dem Chromatinklümpchenstadium zurück. Diese Phase dauert sehr lang und während derselben finden die Deutoplasmabildungsprozesse statt.

2. Die Keimflecke sind Doppelnucleoli welche durch Zusammenlegen eines Plastinnucleolus und eines Chromatinnucleolus entstehen. Übergänge zwischen den beiden letzten Nucleolenarten sind vorhanden.
3. Männliche und weibliche Geschlechtszellen sind durch die Anwesenheit von Chromidien ausgezeichnet; dieselben entstehen bei Paludina, wie auch bei Helix immer dicht an dem Kern und weisen einen sehr engen Zusammenhang mit den Chromatinumwandlungen, welche sich in demselben abspielen auf, was zu Gunsten der Auffassung spricht, dass die Chromidien vom Kern abstammen.
4. Die Chromidienbildung ist wenig auffällig in der ersten Phase des Wachstums, und nimmt während der zweiten enorm zu. Die reichlichste Chromidienausbildung fällt mit der stärksten Zelltätigkeit zusammen, die Chromidien sind daher in enger Beziehung zu den regulatorischen Prozessen der Zelle zu bringen.
5. Der Nebenkern (Idiozome [selten] Idiozomrest etc.) und die Pseudochromosomen (Archoplasme, Ergastoplasme) bei den männlichen Geschlechtszellen von Helix pomatia sind nur Zwischenstadien in den Umwandlungen der Chromidien (Mitochondria, Chondromiten). In den Endstadien der Spermiohistogenese wird ein Teil von den Chromidien samt einem Plasmaklümpchen abgestreift.
6. Mit der Osmiumsäure - Methode von Kopsch und die Formaldehyd - Wasser - Osmiumsäure - Methode von Einar Sjövall schwärzen sich die Chromidien der Geschlechtszellen von Helix genau so gut wie die „Osmiumnetze“ (apparato reticolare) der Ganglienzellen, ein Verhalten das für die Identität dieser Gebilde spricht.

VII. Anhang.

Zu der Frage nach dem Spermatozoendimorphismus bei Paludina vivipara.

Die spermatogenetischen Untersuchungen der letzten zehn Jahre haben die höchst merkwürdige Tatsache zu Tage gefördert, dass in den Hoden sehr vieler Tiere gleichzeitig und nebeneinander zwei Spermienarten entstehen, die sich mehr oder minder noch von den ersten Entwicklungsstadien an unterscheiden. Sie haben ferner gezeigt, dass der Spermatozoendimorphismus in gewissen Tierklassen (Aves, Amphibia, Arthropoda, Gasteropoda, Oligochaeta) eine sehr verbreitete Erscheinung ist.

Alle bis jetzt bekannten Fälle lassen sich in zwei Gruppen einteilen. In die erste Gruppe sind diejenigen zu stellen, in welchen der Dismorphismus durch eine Verdoppelung der Chromatinsubstanz bei einem Teil der Spermatozoen bedingt wird. Das wird erreicht durch das Ausbleiben der letzten Spermatocytenteilung (Aves, Amphibia, Oligochaeta, Sporozoen (Stylorhynchus). Diesen Fällen scheint eine nicht allzugrosse Bedeutung zuzukommen; sie lassen sich als durch Entwicklungsstörung entstanden, leicht erklären.[1])

Nicht so ist es aber der Fall mit der zweiten Gruppe, in welcher der Dimorphismus durch die Entwicklung von Spermien bedingt wird die nur einen kleinen Teil von der ihnen zukommenden chromatischen Substanz besitzen, bei denen die Verminderung des Chromatins sogar soweit gehen kann, dass das fertige Spermatozoon chromatinfrei ist und nur noch ein Centrosom bekommt. Dieser Fall ist bei der Bombycidae — Pygaera — (apyrenen Spermien) verwirklicht (Meves 03). Ausser diesen extremen Fällen kommen bei den Insekten, in welcher Klasse der Spermatozoendimorphismus am stärksten vertreten ist, auch solche Fälle vor, wo nur ein geringer Chromatinunterschied gegeben ist. die eine Hälfte der sich entwickelnden Spermatozoen besitzt nur ein Chromosom weniger als die andere (Wilson [06], Paulmier,

---

[1]) Ob auch der durch Professor Léger (04) bei der Sporozoen Stylorhynchus entdeckte Fall von Microgometen Dimorphismus hier zu stellen ist, ist vor der Hand unentschieden trotzdem, dass die eine Microgometenart auch hier durch das Ausbleiben der letzten Teilung entsteht. Die beiden Microgometenarten kehren immer mit grosser Constanz und Regelmässigkeit wieder.

De Sinety, Mc. Clung [00] etc.) Dieser Fall wird erreicht, indem bei der letzten Spermatocyten-Teilung eines von den Chromosomen ungeteilt bleibt und in eine der so entstandenen Spermatiden übergeht, und die andere dadurch ein Chromosom weniger erhält.

In die zweite Gruppe sind auch die Prosobranchier zu stellen, bei welchen der Dimorphismus der Spermatozoen sehr verbreitet (Paludina, Murex, Pteroceras, Strombus, Cypraea etc.) und am eingehendsten untersucht ist (Duval, M. v. Brunn [84], Platner, Auerbach [96], v. Erlanger, Brock [87] etc. Meves [03]. Das Lieblingsobjekt dieser Untersuchungen ist Paludina vivipara gewesen, an welchen die eingehendste Untersuchung der Spermiendimorphismus durch Meves gemacht ist. In Paludina entstehen zur gleichen Zeit und in fast gleicher Anzahl zweierlei Spermien, die Oligopyrenen (wurmförmigen) und die Eupyrenen (haarförmigen) Die ersteren besitzen nur eines von den den Geschlechtszellen zukommenden 14 Chromosomen; die eupyrenen Spermien dagegen weisen die normale Chromosomenzahl — 14 — auf, einen Befund den ich bestätigen kann. So sehr unsere Kenntnisse über die rein morphologischen und histogenetischen Fragen des Spermiendimorphismus sich erweitert haben, ebenso sehr befinden wir uns noch im Dunkel bezüglich den Ursachen seiner Entstehung und der ihm zukommenden Bedeutung. Der Umstand, dass der Spermiendimorphismus der zweiten Gruppe mit allen seinen Modalitäten eine weit verbreitete Erscheinung in dem Tierreich zu sein scheint, macht es a priori wahrscheinlich, dass die apyrenen und oligopyrenen Spermatozoen, ebenso wie die eupyrenen, bei der Befruchtung Verwendung finden würden. Es würde dann im Fall, dass apyrene Spermatezoen vorliegen, in der Natur das Gleiche entstehen, was Boveri künstlich hervorgerufen hat. Er vermochte nämlich ein nur mit Spermiocentrosoma befruchtetes Ei zur Entwicklung zu bringen.

Dienen die apyrenen und oligopyrenen Spermatozoen zur Befruchtung so muss ihnen eine besondere Rolle bei derselben zufallen. Es wäre die naheliegende Idee in diesem Fall, dass sie mit der Geschlechtsbestimmung in Zusammenhang zu bringen sind. Diese Vermutung ist schon von verschiedenen Forschern (Leydig [50], Meves [03] etc.) ausgesprochen worden, eine theoretische Begründung bekam sie aber durch die Arbeiten

R. Hertwigs (05a) über die geschlechtsbestimmenden Ursachen in dem Tierreiche überhaupt.

Im Gegensatz zu der besprochenen Auffassungsweise steht die Ansicht nicht weniger Autoren, welche es in Abrede stellen, dass die Spermatozoen mit abnormem Chromatingehalt zur Befruchtung verwendet wurden. Sie stützte sich auf Erfahrungen an Paludina vivipara. Zwar hatte schon Leydig im Jahre 1850 die Beobachtung gemacht, dass die beiden Spermienarten ab und zu in dem Eiweiss der Uterusembryonen von Paludina zu finden sind.[1]) Diesen Angaben wurde jedoch neuerdings widersprochen. v. Brunn (84), der eine grosse Anzahl von Uteruseiern (unter Ei ist hier der mit Eiweiss umhüllte Embryo zu verstehen) zu verschiedenen Jahreszeiten untersucht hat, konnte nicht ein einziges Mal die oligopyrenen Spermien konstatieren, und er kommt daher zu dem Schluss, dass dieselben niemals zur Befruchtung kommen. Eine Bestätigung dieser seiner negativen Befunde glaubt v. Brunn in dem Umstande zu sehen, dass die Einmündungsöffnung des Oviductes in das Receptaculum sehr eng ist und darum ein unüberwindliches Hindernis für das weitere Vordringen der durch ausserordentliche Grösse ausgezeichneten oligopyrenen Spermien stellt, eine Behauptung, die, wie ich später zu besprechen habe, den anatomischen Verhältnissen nicht entspricht. Er betrachtet daher die oligopyrenen Spermien als funktionslos und erklärt sie, die grosse Verbreitung des Hermaphroditismus bei den Gastropoden berücksichtigend, als rudimentäre modifizierte Eier, welche auf die Abstammung der Prosobranchier von hermaphroditen Formen hindeuten. Dieser Betrachtungsweise schliesst sich Koehler (92) und neuerdings Otto (06) an. Brock (87) kann der Meinung v. Brunns, dass die oligopyrenen Spermien funktionslos sind, nicht beistimmen, trotzdem dass er nach den Untersuchungen v. Brunns den Beweis für die Nichtbeteiligung der oligopyrenen Spermien bei der Befruchtung als erbracht ansieht. Auerbach (96) dagegen vertritt die ganz unbegründete Meinung, dass die oligopyrenen Spermien möglicherweise eine Rolle bei dem Wachstum der eupyrenen Samenfäden spielen. Er gibt an, dass

[1]) Die Eier umhüllen sich mit der Eiweissmasse noch im Oviduct. Ohne direkte Beobachtungen am Oviduct selbst zu machen, hat Leydig von seinem Befund richtig den Schluss gezogen, dass eventuell die beiden Spermien im Oviduct, wo die Befruchtung vor sich geht, vorkommen können.

die letzteren in einem gewissen Entwicklungsmoment in Stoffaustausch mit den oligopyrenen Spermien treten, eine Behauptung, die sich nicht bestätigen lässt.

Bei dieser Sachlage und bei dem grossen Interesse der Frage war es wünschenswert, durch eingehende Untersuchungen möglichst präzise Beobachtungen zu bekommen, welche wenigstens das Feld der Spekulationen beschränken können. Durch die eingehenden Untersuchungen Meves, ist es als bewiesen zu betrachten, dass die oligopyrenen Spermien in ihrer Entstehungsweise mit den Spermien übereinstimmen, dagegen sich ganz anders verhalten wie die Eier. Damit scheint mir die Unhaltbarkeit der von Brunn, Koehler und Otto vertretenen Auffassung erwiesen zu sein. Es bleibt daher nur die Frage zu entscheiden, ob den aberranten Spermien nicht eine Funktion bei der Befruchtung einzuräumen ist. Es frägt sich nun, welcher Art diese Funktion ist Dienen die merkwürdigen Spermatozoen nur als Hilfsapparate bei der Befruchtung, oder bewirken sie die Befruchtung selbst?

Es war hierbei zuerst die Frage zu entscheiden, ob die beiden Spermienarten im Oviduct, wo die Befruchtung stattfindet, wirklich vorkommen. Der Beantwortung dieser Frage musste eine Vorfrage vorangehen: ob die beiden Spermienarten immer im Receptaculum zu finden sind, oder ob nicht etwaige Schwankungen vorkommen können, die durch eine verschiedene Langlebigkeit der

Monate	Im Receptaculum eu- u. oligopyrene Spermien	Im Recept. normale eu- u. degenerierte oligopyrene Spermien	Im Recept. nur eupyrene Spermien	Tiere mit leerem Receptaculum	Gesamtzahl der Tiere nach Monaten
	Zahl der Weibchen	Zahl der Weibchen	Zahl der Weibchen	Zahl der Weibchen	
Mai	11	5	2	5	23
Juni	6	1	1	2	10
Juli	91	9	53	28	181
August	55	21	18	42	136
September Oktober November	13	3	15	75	106
	176	39	89	152	476

Spermatozoen bedingt würden? Die Beobachtungen haben wirklich die letzte Vermutung bestätigt.[1]) Die vorliegenden Zahlen werden eine Vorstellung von den hier existierenden Verhältnissen geben.[2])

Bei Durchsehen der Tabelle fällt es gleich ins Auge, dass die Fälle, in welchen die beiden Spermienarten im Receptaculum vorhanden sind, sich am häufigsten finden. Nicht zu unterschätzen ist aber auch die Zahl der Fälle, wo im Receptaculum nur die eupyrenen Spermien vorhanden sind. Bei den meisten hier sich anreihenden Tieren ist die Spermatozoenmenge im Receptaculum gewöhnlich sehr gering. Die Tiere müssen schon längst copuliert haben, so dass mit der Zeit die eine Spermienart (immer die oligopyrene) durch Degeneration völlig verschwunden ist.[3]) Die übrigen Spermien (eupyrenen) machen in der Mehrzahl der Fälle einen noch ganz normalen Eindruck. (Das frühzeitige Verschwinden der oligopyrenen Spermien würde auch die Vermutung zulassen, ob nicht dieser Zustand durch den grösseren Verbrauch der oligopyrenen Spermien bei der Befruchtung bedingt werden kann. Diese Annahme würde aber nicht allzu grosse Wahrscheinlichkeit für sich haben, wenn man den Bau der weiblichen Geschlechtsorgane bei Paludina berücksichtigt. Das Receptaculum seminis, in dem die Spermien aufgehäuft sind, ist bei diesem Tier nur eine Erweiterung an den oberen Teil des Uterus und mündet einerseits im Uterus selbst,

---

[1]) Alle in diesem Kapitel zur Besprechung kommenden Beobachtungen sind von Anfang Mai bis Ende November 1905, d. i. sieben Monate lang unausgesetzt fortgeführt worden.

[2]) Diese Beobachtungen sind an frischem Material ausgeführt. In Fällen, wo das Vorhandensein der oligopyrenen Spermien wegen der eingetretenen Degeneration derselben nicht leicht zu konstatieren war, wurden die Receptaculi am sorgfältigsten durchgesehen. Trotzdem ist es möglich, dass bei manchen Fällen von der Rubrik „nur eupyrene Spermien" auch degenerierte oligopyrene vorhanden sein könnten. Oder es ist möglich, dass bei manchen „Recept. leer" einige Exemplare von übersehenen eupyrenen Spermien vorhanden waren. Diese möglichen Fehler sind aber nicht im Stande, die Resultate zu verändern.

[3]) Dass die Fälle, wo im Receptaculum nur noch eupyrene Spermien nachweisbar sind nicht durch solche Copulae, bei welchen in den Hoden des Männchens nur die eine Spermienart (die eupyrene) vorhanden sein könnte, entstanden sind, spricht der Umstand, dass in einer grossen Anzahl (ungefähr 100) darauf untersuchten Männchen die beiden Spermienarten immer nachweisbar waren.

andererseits im Oviduct. Er stellt somit nur eine Erweiterung eines kontinuierlichen Rohres dar. Die Spermien von Receptaculum dringen fortwährend und in gleichem Maße im Oviduct ein, ungeachtet, ob ein reifes Ei in demselben vorhanden ist, oder nicht. Das im Oviduct befruchtete Ei muss, um in den Uterus zu gelangen, den Weg durchs Receptaculum seminis selbst machen.) Ein Vermittlungsglied zu dieser Gruppe ist in dem Vorhandensein von Receptacula gegeben, wo die eupyrenen Spermien ganz normal, die oligopyrenen aber schon die Degenerationserscheinungen in mehr oder minder ausgesprochener Weise zeigen.[1]) Sehr oft ist auch die Zahl der Fälle, wo im Receptaculum gar keine Spermatozoen vorhanden sind. Diese Fälle können auf zweierlei Art entstanden sein: erstens, durch die vollkommene Degeneration der eupyrenen Spermien von der III. Rubrik, was auch in manchen Fällen stattfindet. Gewöhnlich aber sind die meisten in die IV. Rubrik entfallenden Tiere nicht geschlechtstätig. Die Zahl dieser Fälle ist besonders in den letzten drei Monaten (September, Oktober, November) stark ausgewachsen, weil ich in dieser Zeit sehr oft ziemlich ungünstiges Material zur Bearbeitung gehabt habe. (Die Tiere waren oft stark mit Cercarien infiziert, oder stammen aus Flüssen, wo gewöhnlich die Zahl der geschlechtsuntätigen Tiere sehr gross ist.)

Die oben angeführten Tatsachen sprechen dafür, dass die oligopyrenen Spermien kurzlebiger als die eupyrenen sein müssen. Um die Frage zu beantworten, wie langlebig die beiden Spermienarten sind, habe ich Tiere, welche in Copula waren, benützt. Gleich nach der Beendigung der Copula wurden die Weibchen von den Männchen getrennt und gesondert gezüchtet. Die nach 10 Tagen

[1]) Die erst auftretenden Degenerationsmerkmale bestehen in einer Gekörnelung des Spermienplasmas, gleich nach welcher eine Verdünnung und Ausziehung des Spermatozoons der Länge nach eintritt. Noch weiter rollt es sich mehr oder minder vollständig zusammen, welcher Prozess von dem Kopf- oder von dem Schwanzende seinen Anfang nimmt. Am Ende der Degeneration wird das Spermatozoon ein einfaches Plasmaklümpchen, auf dem noch der Cilienbüschel ganz deutlich zu sehen ist. Sehr oft sind auch die Fälle, wo die Spermatozoen ganz ausserordentlich ausgestreckt und verdünnt keine Bewegungen mehr aufweisen. Schliesslich zerfallen die Spermatozoen und werden resorbiert. Mit dem Fortschreiten der Degeneration werden auch die anfangs ganz energischen Bewegungen allmählich langsamer und langsamer, um schliesslich völlig in Stillstand zu treten.

anatomierten vier Weibchen zeigten noch die eu- und oligopyrenen Spermien im Receptaculum ganz normal, lebhaft und energisch beweglich. Nach 16 Tagen zeigten zwei Weibchen die oligopyrenen Spermien schon mit ziemlich fortgeschrittenen Degenerationserscheinungen, Bewegungen träge; die eupyrenen Spermien dagegen waren ganz normal. 28 Tage nach der Copula (fünf Weibchen) sind die oligopyrenen Spermien ganz degeneriert und zeigen keine Bewegungen. Aus ihrer geringen Zahl kann man schliessen, dass viele von ihnen schon früher zerfallen und resorbiert waren. Die eupyrenen Spermien sind dagegen noch schwach beweglich, immerhin sind auch sie schon ziemlich stark degeneriert. 50 Tage nach der Copula (neun Weibchen) war kein oligopyrenes Spermatozoon zu finden; die enpyrenen nur in geringer Zahl, degeneriert. Nach acht Monaten habe ich von sechs untersuchten Weibchen vier mit ganz leerem Receptaculum gefunden. In den anderen zwei sah ich vier bis fünf vereinzelte, unbewegliche eupyrene Spermien.

Diese Beobachtungen bestätigen die Annahme, dass die oligopyrenen Spermien früher als die eupyrenen degenerieren. Während schon nach 10–12 Tagen bei den oligopyrenen Spermien die Degenerationserscheinungen eintreten, findet bei den eupyrenen das erst nach ca. 25 Tagen statt.

Nach diesen Erfahrungen wurden zur Entscheidung der Frage, ob die oligopyrenen Spermien vom Receptaculum in dem Oviduct eindringen, nur solche Tiere berücksichtigt, welche die zweierlei Spermien normal im Receptaculum enthielten. Die von solchen Tieren (87 an Zahl) stammenden Oviducten wurden mit einem Teil vom Ovar und Receptaculum herauspräpariert, fixiert und in Serienschnitte zerlegt.

Die Untersuchung zeigte, dass in vielen Fällen, wo der Schnitt den Oviduct ganz parallel der Längsachse nach getroffen hat, so dass die darin enthaltenen Spermien nicht quer durchschnitten werden, bei geeigneter Färbung mit Eisenhämatoxylin die beiden Spermienarten im Oviduct in gleich grossen Mengen immer nachzuweisen sind, und das sowohl am Anfang wie auch in der Mitte des Oviducts, bis zur Einmündungsstelle des Ovars. In Oviducten von Tieren dagegen, deren Receptacula keine oligopyrenen Spermien enthalten, waren nur noch eupyrenen Spermien nachweisbar.

Nach diesen Befunden sind die so bestimmt lautenden Angaben v. Brunns als den tatsächlichen Verhältnissen nicht entsprechend zu betrachten und das um so mehr, da ich die oligopyrenen Spermien auch in der Eiweissmasse von drei Uteruseiern nachweisen konnte. Durch diese letzte Beobachtung konnte ich somit den alten viel bestrittenen, noch von Leydig (1850) stammenden Befund von oligopyrenen Spermien in der Eiweissmasse von Uteruseiern bestätigen, was auch nach den direkten Befunden im Oviduct selbst, zu erwarten ist.

Die Ursache der negativen Befunde der früheren Autoren ist erstens in dem Umstand zu suchen, dass sie die Verhältnisse im Receptaculum selbst nicht genügend berücksichtigt haben und zweitens in dem meist gelegentlichen Charakter aller dieser Beobachtungen. (Eine Ausnahme davon machen nur diejenigen von v. Brunn [84], welche aber nur an Eiern, die herauspräpariert waren, ausgeführt wurden.) In diese Kategorie sind auch diejenigen von Otto (96) zu stellen, der bei seiner eingehenden Untersuchung über die Entstehung und die Entwicklung der Gonade bei Paludina, auch diese Frage nebenbei streift. Er konnte die beiden Spermien im Oviduct nicht nachweisen, hat aber richtig erkannt, dass die Ursache für ihr eventuelles Nichteindringen im Oviduct nicht in der engen Einmündungsöffnung desselben liegen kann, wie es v. Brunn vermutete.

Nach diesen positiven Befunden wollte ich mich an den reifen Eiern selbst über das Verhalten der beiden Spermatozoen bei der Befruchtung überzeugen. Hier stiess ich aber auf ungeahnte Schwierigkeiten. Es hat sich herausgestellt, dass die reifen Eier äusserst selten zu finden sind. In der ganzen Geschlechtstätigkeitsperiode von Paludina (vom Frühling bis zum Spätherbst; das Maximum wird in den Monaten Juli, August und September erreicht) kommen bei einem Tier ungefähr 20—25 Eier zur Befruchtung, d. i. fast jede Woche nur ein Ei. Bei diesen Verhältnissen war es ausserordentlich schwer, die reifenden Eier im Moment der Befruchtung zu bekommen und das um so schwerer, als nach den späteren Morulae- und Blastulae-Stadien zu beurteilen, die ersten Entwicklungsvorgänge sehr rasch vor sich gehen werden. In den 87 in Schnitten zerlegten Geschlechtsapparaten konnte ich im Oviduct selbst nur ein Ei finden. Es war zu einer Zeit abgetötet, in der noch das Keimbläschen vor-

handen war und das Spermatozoon gerade eindrang. Dasselbe war ein eupyrenes. An Schnittpräparaten konnte ich ausserdem drei weitere Eier an der Übergangsstelle des Oviducts im Receptaculum finden. Bei denselben war auch noch das Keimbläschen vorhanden. Nur bei einem von diesen Eiern konnte ich das Spermatozoon (eupyrenes) feststellen, bei den anderen, wegen der grossen Spermatozoenanhäufung, war das eventuell eingedrungene Spermatozoon nicht zu sehen.

Vermutend, dass vielleicht die Befruchtung in der Nacht vor sich gehen könnte, wie das der Fall bei manchen Tieren ist, habe ich Material (26 Tiere) auch in den verschiedensten Stunden der Nacht (von 8 Uhr abends bis 6 Uhr früh, in je zwei Stunden Intervall) fixiert, hatte aber auch hierbei keinen Erfolg. Bei dieser Sachlage auf weitere Schnittserien verzichtend, habe ich meine ganze Aufmerksamkeit auf die im Uterus sich findenden Stadien gerichtet. Die Furchungsprozesse der Eier beginnen erst im Uterus. Man hoffte daher, ohne die zeitraubende Schnittmethode anzuwenden, die Befruchtungsstadien am Anfang des Uterus durch direkte Präparation gewinnen zu können. Um die gewünschten Stadien zu bekommen, habe ich über 500 Weibchen anatomiert. Ich konnte nur vier Eier finden: eines von denen ist mir bei der Präparation verloren gegangen; an zwei anderen, welche noch mit Ruhekerne waren, konnte ich kein Spermatozoon nachweisen. (Wahrscheinlich waren das nicht normale Eier. Oder es wäre auch möglich gewesen, dass sie mit oligopyrenen Spermien befruchtet waren und die letzteren ihrem geringen Chromatingehalte nach schwer nachzuweisen wären. Diese Möglichkeit erwähne ich aber mit der grössten Zurückhaltung.) In das vierte in Fig. 57, Taf. VI wiedergegebene Ei ist ein eupyrenes Spermatozoon eingedrungen.

Es war schliesslich auch die letzte Möglichkeit berücksichtigt, d. i. ob nicht der Moment der Befruchtung mit der Begattung zusammenfällt. Für diesen Zweck habe ich 74 Pärchen in Copula gesammelt. Bei den copulierenden Tieren habe ich immer gewartet, bis die Copula zu Ende war (was 3—5 Stunden dauert).[1]) Nach der Copulation wurden die Tiere in verschiedenen Zeiträumen, gleich nach der Copula, 2, 6, 12 usw. Stunden später

[1]) Alles geschah in der Natur. In den Zuchtgläsern habe ich nur drei Pärchen in Copula bekommen.

abgetötet. Die gewonnenen Resultate waren negativ. Der Moment der Begattung hat keinen Einfluss über die Reifung der Eier. Und das ist auch bei Paludina naheliegend; das Receptaculum und das Oviduct enthalten immer viel Spermatozoen, welche die Befruchtung der gereiften Eier jederzeit vollziehen können.[1])

Um den Bericht der Beobachtungen abzuschliessen, möchte ich noch die folgenden statistischen Angaben über die Geschlechtsverhältnisse bei Paludina in der Natur anführen:

Monate	Männchen	Weibchen	Bemerkungen
9. Juli 1905	4	16	Sehr warm.
19. "	24	36	
27. "	39	41	
2. August	20	34	
9. "	47	64	
12. "	31	19	Kalt und regnerisch.
15. "	30	23	Warm.
16. "	9	11	
23. "	5	18	
29. "	14	15	
20. September	31	23	Am Tage selbst schön, vorher 10 Tage lang kalt und regnerisch.
28. "	9	6	
2. Oktober	2	—	Kalt, regnerisch.
7. "	3	4	Schöne Herbsttage.
14. "	18	23	
19. "	29	8	
20. "	6	4	
14. "	28	25	Von einer anderen Stelle gesammelt, als die unter 14. Okt. angegebenen.
4. November	5	8	Aus zwei verschiedenen Stellen Schnee, kalt.
4. "	4	5	
	338	382	

[1]) Bei der Arbeit fiel es mir auf, dass das Material von verschiedenen Gegenden nicht gleich günstig ist. Am günstigsten, in Bezug wenigstens auf junge Embryonalstadien, war das Material, welches im Moos (Schleiss-

Die gewonnenen Gesamtzahlen zeigen nur kleine Schwankungen in den Geschlechtsverhältnissen, wie das auch bei allen übrigen Tieren der Fall ist. Von den 720 Tieren, an welchen diese Zählungen vorgenommen wurden, sind 338 Männchen und 382 Weibchen, oder 47 % Männchen und 53 % Weibchen, oder 113 Weibchen auf 100 Männchen.

Wenn wir die Geschlechtsverhältnisse in den ganz heissen Julitagen nur bis zum 2. August berücksichtigen, so ergibt sich 41 % Männchen und 59 % Weibchen, oder 143 Weibchen auf 100 Männchen. Es wäre denkbar, dass die Fangresultate von der Verbreitung der Tiere und diese von besonderen Verhältnissen wie z. B. Temperatur, beeinflusst werden (bei eintretender Kälte verstecken sich die Weibchen früher als die Männchen). Die in dieser Richtung gesammelten Zahlen sind leider zu gering, um eine bestimmte Auffassung zu ermöglichen. Kurz gefasst sind die gewonnenen Resultate folgende:

1. Die oligopyrenen Spermien sind kurzlebiger als die eupyrenen. Die ersteren leben normal im Receptaculum 10—12 Tage, die zweiten 25—28 Tage.
2. Die oligopyrenen Spermien stehen in der Intensität der Bewegung den eupyrenen nicht nur gleich, sondern sind sogar etwas voraus.
3. In den Fällen, wo die beiden Spermien ganz normal im Receptaculum vorhanden sind, sind sie in gleich grossen Mengen auch im Oviduct nachzuweisen und zwar bis zu der Stelle, wo das Ovar im Oviduct einmündet.
4. Die Befruchtung der Eier geschieht im Oviduct.
5. Die Geschlechtsverhältnisse in der Natur zeigen keine grossen Schwankungen.

Trotz dieser Beobachtungen kann ich leider mit Sicherheit über die Funktion der oligopyrenen Spermien nichts sagen. Die entscheidenden Stadien für diesen Nachweis konnte ich nicht be-

heim b. München) gesammelt wurde. In ziemlich stark fliessenden Gewässern mit schlammigem Boden war es nicht so günstig zur Bearbeitung, da die Tiere nicht so stark geschlechtstätig waren. Das günstigste Tier, das ich gehabt habe (Mitte September), enthielt ausser den 17 schon mit Schale versehenen Embryonen noch sieben ganz junge Furchungsstadien, von dem Ei bis zum Stadium mit erster Schalenanlage.

kommen. Sollen die oligopyrenen Spermien aber irgend eine Funktion in Bezug auf die Eier haben, so kann diese am wahrscheinlichsten nur geschlechtsbestimmender Natur sein Eine andere mögliche Funktion der fraglichen Spermien in dem weiblichen Körper ist nicht zu finden.

München, den 25. März 1906.

Literaturverzeichnis.

Ancel, P. (1902): Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'Helix pomatia. Arch. de Biol., Tome XIX.

Auerbach, L. (1896): Untersuchungen über die Spermatogenese von Paludina vivipara. Jen. Zeitschr., Bd. 30.

Ballowitz, E. (1895): Die Doppelspermatozoen der Dyticiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 60.

Derselbe (1900): Über das Epithel der Membrana elastica posterior des Auges etc. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56.

Benda, C. (1902): Die Mitochondria. Ergebn. der Anat. u. Entwicklungsg., Bd. XII.

Bergen, v. (1904): Zur Kenntnis gewisser Strukturbilder („Netzapparate", „Saftkanälen", Trophospongien") im Protoplasma verschiedener Zellarten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 64.

Bluntschli, H. (1904): Beobachtungen am Ovarialei der Monascidie Cynthia microcosmus. Morph. Jahrb., Bd. XXXII.

Boveri, Th. (1888): Zellenstudien. II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von Ascaris meg., Jena.

Derselbe (1888): Über partielle Befruchtung. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys., München, Bd. 4.

Derselbe (1890): Zellenstudien. III. Über das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. Jena.

Derselbe (1901): Merogonie und Ephebogenesis. Anat. Anz., Bd. XIX.

Derselbe (1904): Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.

Brauer, A. (1893): Zur Kenntnis der Reifung des parthenog. sich entw. Eies von Artemia salina. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43.

Brock (1887): Über die doppelten Spermatozoen einiger exotischer Prosobranchier. Zool. Jahrb., Bd. 2.

Brunn, v. M. (1884): Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von Paludina vivipara. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 23.

Carnoy, J. B. et Lebrun, H. (1897—1903): La Cytodiérèse de l'oeuf. La cellule.

Clung, Mc. (1900): The spermatocyte divisions of the Acrididae. Bull· Univ. Kansas (Kansas Univ. Quart, Bd. 9).

Delage, Y. (1899): Etudes sur la Mérogonie. Arch. de Zool. expér., Bd. VII.

Derselbe (1901): Etudes experimentales sur la Maturation cytoplasmique et sur la Parthénogenèse artificielle etc. Arch. de Zool. expér., Bd. IX.

Derselbe (1901): Les theories de la fécondation. Verhandl. des fünften internationalen Zool. Kongr., Berlin 1901, S. 121.

Derselbe (1903): La structure de Protoplasme et les grandes problèmes etc. Paris.

Erlanger, v. (1891): Zur Entwicklung von Paludina vivipara. Morphol. Jahrbuch, Bd. XVII.

Fick, R. (1893): Über die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. LVI.

Derselbe (1899): Über die Eireifung bei Amphibien. Verhandl. d. Nat. Ges. in Tübingen.

Derselbe (1905): Betrachtungen über die Chromosomen; ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. f. Anat. u. Physiol.

Fürst (1900): Ringförmige Bildungen in Kopf- und Spinalganglienzellen bei Lachsembryonen. Anat. Anz., Bd. 18.

Derselbe (1902): Ringe, Ringreihen, Fäden und Knäuel in den Kopf- und Spinalganglienzellen beim Lachs. Anat. Hefte, Bd. 19.

Giardina, A. (1901): Origine dell'oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. XVIII.

Goldschmidt, R. (1902): Untersuchungen über Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei Polystomum integerrimum. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 71.

Derselbe (1904a): Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. (Histologische Untersuchungen an Nematoden II.) Zool. Jahrb., Bd. XXI.

Derselbe (1904b): Die Chromidien der Protozoen. Archiv f. Protistenkunde, Bd. V.

Derselbe (1905): Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus. Zool. Jahrb., Bd. XXI.

Golgi (1899): De nouveaux sur la structure des cellules nerveuses des ganglions spinaux. Arch. ital. d. biol., Bd. 31.

Grégoire, V. (1905): Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux régnes. La cellule, T. XXII.

Guenther, K. (1904): Über den Nucleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung. Zool. Jahrb., Bd. XIX.

Häcker, V. (1892): Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrbuch, Bd. V.

Derselbe (1895): Die Vorstadien der Eireifung und zusammenfassende Untersuchungen über die Bildung der Vierergruppen und das Verhalten der Keimbläschennucleolen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLV.

Derselbe (1899): Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena.

Derselbe (1902a): Über das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernanteile etc. Jenaer Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXVII.

Derselbe (1902b): Über die Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz vom Ei bis zu den Fortpflanzungszellen. Anat. Anz., Bd. XX.

Hartmann, M. (1902): Studien am tierischen Ei. I. Ovarialei und Eireifung von Asterias glacialis. Zool. Jahrb., Bd. XV.

Heider, K. (1906): Vererbung und Chromosomen. Jena.

Heidenhain, M. (1900): Über die Zentralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von Proteus etc. Anat. Anz., Bd. 18.

Henschen, F. (1904): Zur Struktur der Eizelle gewisser Crustaceen und Gastropoden. Anat. Anz., Bd. 24.

Henneguy, F. (1896): Leçons sur la cellule. Paris.

Hertwig, O. (1890): Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 36.

Derselbe (1906): Allgemeine Biologie. Jena.

Hertwig, R. (1898): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. München.

Derselbe (1899): Encystierung und Kernvermehrung bei Arcella. Festschrift für Kupfer.

Derselbe (1902): Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenkunde. Bd. I.

Derselbe (1902): Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitzungsb. d. math.-phys. Klasse der kgl. bayer. Ak. d. Wiss., Bd. XXXII.

Derselbe (1903a): Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. München, Verlag Lehmann.

Derselbe (1903b): Über Korrelation von Zell- und Kerngrösse und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centr., Bd. XXIII.

Derselbe (1904): Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni; nebst Bemerkungen zur Aetiologie der Geschwülsten. Festschrift Ernst Haeckel, Jena.

Derselbe (1905): Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. d. Zool. Gesellsch., 15. Vers., p. 186—214.

Holmgren (1900): Studien in der feinen Anatomie der Nervenzellen. Anat. Hefte, Bd. 15.

Derselbe (1901): Beiträge zur Morphologie der Zelle. I. Nervenzellen. Anat. Hefte, Bd. 18.

Derselbe (1902): Neue Beiträge znr Morphologie der Zelle. Ergebnisse von Merkel-Bonnet, Bd. XI.

Koehler (1892): Recherches sur la double forme des spermatozoides chez le Murex. Recueil zooligique Suisse, T. 5.

Koltzow (1906): Untersuchungen über die Decapodenspermien (Russisch).

Kopsch (1902): Die Darstellung des Binnennetzes in spinalen Ganglienzellen und anderen Körperzellen mittels Osmiumsäure. Sitzungsb. d. k. preuss. Akad. d. Wiss., phys.-math. Klasse, Bd. 40.

Korff, v. K.: Zur Histogenese der Spermien von Helix pomatia. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 54.

Korschelt, E. (1895): Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 60.

Korschelt und Heider (1902): Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil.

Lee, Arthur Bolles (1902): Nouvelles recherches sur le Nebenkern et la régression du fuseau caryocinétique. La cellule, T. XX, 1. fascicule.

Derselbe (1904): L'évolution du spermatozoide de l'Helix pomatia. La cellule, T. XXI, 2. fascicule.

Léger, L. (1904): La réproduction sexuée chez les Stylorhynchus. Arch. f. Protistenkunde, Bd. III.

Lerat (1902): La première cinèse de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du Cyclops strenuus. Anat. Anz., Bd. 21.

Leydig, Fr. (1850): Über Paludina vivipara. Ein Beitrag zur näheren Kenntnis des Tieres in embryologischer, anatomischer und histologischer Beziehung. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 2.

Loeb, J. (1899): On the Nature of the Process of Fertilisation and the artificial Production of Normal Larvae etc. American Journ. of Phys., Bd. III.

Lubosch, W. (1901): Über die Eireifung der Metazoen insbesondere über die Rolle der Nucleolarsubstanz und die Erscheinungen der Dotterbildung. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsg., Bd. XI.

Derselbe (1902): Über die Nucleolarsubstanz des reifenden Tritoneies nebst Betrachtungen über das Wesen der Eireifung. Habilitationsschrift, Jena.

Marcus, H. (1905): Über Samen- und Eibildung bei Ascaris mystax. (Vorläufige Mitteilung.) Sitzungsb. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München.

Mathews, A. M. (1899): The change in structure of the pancreas cell. Journ. Morphol., Bd. 15, Suppl.

Meves, Fr. (1896): Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. wiss. Anat., Bd. 48.

Derselbe (1900): Über den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56.

Derselbe (1903): Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung, nach Beobachtungen an Paludina und Pygaera. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 61.

Montgomery (1898): Comparative cytological Studies, with especial regard to the Morphology of the Nucleolus. Journal of Morphology, T XV.

Murray, J. (1898): Nebenkern in Spermatogenesis of Pulmonaten Helix and Arion. Zool. Jahrb. Morphol., Bd. XI.

Nelis (1899): Un nouveau détail de structure du protoplasme des cellules nerveuses (état spiremateux du protoplasme). Acad. r. d. Belgique. Bull. d. classes d. sciences.

Neresheimer, E. (1905): Über vegetative Kernveränderungen bei Amoeba Dofleinii (n. sp.). Arch. f. Protistenkunde. Bd. VI.

Obst, Paul (1899): Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoïden. Zeitschr. f. wiss. Zool Bd. LXVI.

Otto, H. und Tönniges, C. (1906): Untersuchungen über die Entwicklung von Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 80.

Plattner (1885): Über die Spermatogenese bei den Pulmonaten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXV.

Derselbe (1886): Über die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kernteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVI.

Popoff, M. (1906): Zur Frage der Homologisierung des Binnennetzes der Ganglienzellen mit den Chromidien (= Mitochondria etc.) der Geschlechtszellen. Anat. Anz., Bd. 29, No. 9.

Prenant (1899): Sur le protoplasme supérieur. Journ. Anat. Physiol.

Derselbe (1888): Observations cytologiques sur les éléments séminaux de Gastéropodes pulmonés. La Cellule, T. IV.

Petrounkewitsch, A. (1902): Die Reifung der parthenogenetischen Eier von Artemia salina. Anat. Anz., Bd. 21.

Derselbe (1901): Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb., Bd. 14.

Rückert, J. (1892): Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz., Bd. VII.

Derselbe (1893): Zur Eireifung der Copepoden. Anat. Hefte, Bd. 44.

Schaudinn, F. (1905): Die Befruchtung der Protozoen. Verh. Deutsch. Zool. Ges.

Schreiner, A. und K. E. (1904): Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine Glutinosa. Arch. d. Biol., Tome XXI.

Dieselben (1904): Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. (Ein Beitrag zur Frage nach der Chromatinreduktion. Anat. Anz., Bd. XXIV.

Schmidt, V. (1904): Studien über Ovogenese. I. Die Wachstumsperiode der Eier von Proteus anguineus. Anat. Hefte, Heft 81.

Sjövall, Einar (1905): Über Spinalganglienzellen und Markscheiden. Zugleich ein Versuch die Wirkungsweise der Osmiumsäure zu analysieren. Anat. Hefte, Heft 91.

Van der Stricht (1902): Les „Pseudochromosomes“ dans l’oocyte de chauve-souri. Compt. rendus de l’assoc. d’Anat., IV. Session, Montpellier.

Derselbe (1904): La structure de l’oeuf des Mammifères. Première Partie — L’oocyte au stade de l’accroissement. Arch. d. Biol., T. XXI.

Derselbe (1905a): La structure de l’oeuf des Mammifères. Seconde Partie — Structure de l’oeuf ovarique de la femme. Bull. d. l’Acad. R. d. Méd. de Belgique.

Derselbe (1905b): La structure de l’oeuf de chauve-souri (V. noctula). Verh. d. anat. Ges. auf d. 19. Versammlung.

Tönniges, C. (1895): Die Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 61.

Tschassownikow, S., (1905): Über indirekte Zellteilung bei der Spermatogenese von Helix pomatia. Anat. Hefte, Bd. 29.

Verworn: Allgemeine Physiologie.

Voinow, N. (1903): Sur l’existence d’une double spermatogénèse chez les papillons. Arch. d. Zool. Exp. et Gén. Notes et revue, No. 3.

Wassilieff, A. (1902): Über künstliche Parthenogenese des Seeigeleies. Biol. Centr., Bd. XXII.

Weismann, A. (1892): Das Keimplasma.

Derselbe (1904): Vorlesungen über Descendenztheorie.

Wheeler, W. M. (1895): The maturation, fecundation etc of Myzostoma glabrum. Journ. Morph., Vol. X und Arch. Biol., T. XV.

Wilson (1900): The cell in development and Inheritance. New-York.

Derselbe (1906): The Chromosomes in relation to the determination of sex.

Winiwarter, v. (1900): Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (lapin et homme). Arch. de Biol., T. XVII.

Zimmermann, K. W., (1891): Über den Kernteilungsmodus bei der Spermatogenese von Helix pomatia. Verh. d. anat. Ges.

Zweiger, H. (1906): Die Spermatogenese von Forficula auricularia. Zool. Anz., Bd. XXX, No. 7.

Figurenerklärung.

Tafel IV, V, VI und VII: Ovogenese, Chromidienbildung und Nucleolen bei Paludina vivipara. Tafel VIII: Bildung und Umwandlung der Chromidien bei den männlichen Geschlechtszellen von Helix pomatia. Tafel VI: Chromidien bei Helix ♀ und bei Paludina ♂.

Tafel IV.

Sämtliche Figuren (mit Ausnahme von Fig. IV) bei Leitz homog. Immersion 2 mm, Komp.-Ok. 18, Tubuslänge 170 mm, auf der Höhe des Mikroskoptisches gezeichnet. Färbung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain (Ausnahme Fig. 8 und 19, — Hämatoxylin nach Delafield), Fig. 4, 12, 16, 19, 24, 26, 27 nach Zenckers Präparaten, Fig. 8 nach konz. Sublimatpräparat, alle übrigen nach in Petrounkewitschs Gemisch fixiertem Material.

Fig. 1. Übersichtsbild. Längsschnitt durch einen Teil des Ovars. Keimepithel, Follikelzellen, Ovocyten. Homog. Immers. 1/12, Ok. 2, auf dem Arbeitstisch.

Fig. 2—4. Ovogonien.

Fig. 5—11. Ovogonienteilung.

Fig. 5—7. Ausbildung der Chromosomen.

Fig. 8. Äquatorialplatte vom Pol aus gesehen.

Fig. 9. Desgl. in Seitenansicht.

Fig. 10 u. 11. Tochterzellen.

Fig. 12—16. Ausbildung der Leptotenie. Chromidien.

Fig. 17 u. 18. Typisches Leptotenstadium.

Fig. 19 u. 20. Vorbereitung zum Synapsisstadium.

Fig. 21—23. Synapsisstadium. Chromidien.

Fig. 24 u. 25. Umbildung des Synapsisstadiums, Verkürzung des Fadens, vereinzelte Längsspalten

Fig. 26—28. Pachytene Kerne mit polarer Anordnung der Fäden, sieben Chromatinschleifen, Längsspaltung. Chromidienbildung auf den Pol beschränkt, wo die Chromatinschleifen die Kernmembran berühren.

Fig. 29—31. Ausbreitung der Chromatinschleifen im Kern. Auftreten einer Querspaltung, achromatische Verbindungsbrücke.

Fig. 29a und 31a. Quergeteilte einzelne Chromosomen (aus Fig. 29 und 31) mit deutlicher achromatischer Verbindungsbrücke.

Tafel V.

Sämtliche Figuren bei Leitz homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 18, Tubuslänge 170, auf der Höhe des Mikroskoptisches gezeichnet. Färbung mit Eisenhämatoxylin, Fixierung nach Petrounkewitsch.

Fig. 32—34. Vorbereitung zum Diplotenstadium. Auseinandergehen der Chromatinschleifen.

Fig. 34. Erste Andeutung von Deutoplasmabildung.

Fig. 35—38. Diplotenstadium.

Fig. 35. Bildung von Chromidien.

Fig. 39—41. Auflösung des Diplotenstadiums. Beginn des starken Wachstums.

Fig. 42 u. 43. Dictyestadium, starke Chromidienbildung, Beginn des Deutoplasmabildungsprozesses.

Fig. 44—48. Zusammenballung des Chromatins. Dotterbildung.

Tafel VI.

Fig. 57, 58, 61 nach Pikrinessigsäure fixierten und mit Borax-Carmin-Hämatoxylin Delafield gefärbten Totalpräparaten gezeichnet. Die übrigen Figuren nach mit Petrounkewitsch fixierten und mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten entworfen. Tubuslänge 170, auf der Höhe des Mikroskoptisches.

Fig. 49—54. Das Chromatin zusammengeballt, Deutoplasmabildung, Chromidien. Fig. 49—51 bei Leitz homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 18, Fig. 52, homog. Immers. 2 mm, Komp.-Okul. 12, Fig. 53, 54, homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 8 gezeichnet.

Fig. 55. Verstreuung des Chromatins auf das Liningerüst, gleich vor der Ausbildung der Tetraden. Homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 12.

Fig. 56. Erste Richtungsspindel. Im Plasma ein Plastinnucleolus. Homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 4.

Fig. 57. Befruchtungsstadium. Eupyrenes Spermatozoon, Tetraden (7), Plastinnucleolus. Homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 4.

Fig. 58. Zwei Tetraden aus Fig. 57 stärker vergrössert. Homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 18.

Fig. 59. Einstellung der Tetraden in der ersten Richtungsspindel.

Fig. 60. Deutoplasmakugel mit Fetttropfen. Homog. Immers. 2 mm, Komp.-Okular 18.

Fig. 61 Furchungsstadien, mit je 14 schleifenförmigen Chromosomen.

Fig. 109—113. Männliche Geschlechtszellen von Helix. Fig. 109—111. Spermatocyten — Chromidialkörner, Chromidialfädchen, Pseudochromosomen. Fig. 112. Spermatide: Bildung des Nebenkernes

aus den Pseudochromosomen. Fig. 113. Zerfall des Nebenkernes in Pseudochromosomen. Schwärzungen nach der Formaldehyd-Wasser-Osmiumsäure-Methode von Einar Sjövall. Leitz Homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 6, Tubuslänge 170; auf dem Arbeitstische.

Fig. 114—116. Ganglienzellen von Helix. Osmiumnetze. Kopschsche Osmiumsäure-Methode. Objekt. 7a, Ok. 6, Tubuslänge 170; auf dem Arbeitstische.

Fig. 117—120. Ovocyten von Helix — Chromidien. Flemmingpräparate. Färbung mit Safranin-Hämatoxylin Delafield. Fig. 117—118 bei homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 8. Fig. 119—120 homog. Immers. 2 mm, Ok. 0 gezeichnet.

Fig. 121—123. Spermatocyten von Paludina vivipara. Ausstrichspräparat, Pikrinessigs. Eisenhämatoxylin. Entstehung der Chromidien.

Fig. 123. Die Centrosomen an entgegengesetzter Seite als die Chromidialanhäufung. Homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 12.

Tafel VII.

Nucleolen bei Paludina vivipara.

Fig. 62—74 nach Flemmings Präparaten, Färbung Safranin-Anilinwasser-Gentianaviolett. Fig. 68, 69, 71 bei homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 12, Fig. 72 bei homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 8, die übrigen Figuren dieser Serie bei homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 18, Tubuslänge 170; auf der Höhe des Mikroskoptisches gezeichnet.

Fig. 62—67. Eier aus der ersten Wachstumsphase, das Chromatin rot, die Plastinnucleoli tiefblau gefärbt. Chromatinnucleoli nicht vorhanden.

Fig. 68—71. Zweite Eientwicklungsphase. Vermehrung der Plastinnucleoli, Entstehung von rotgefärbten Chromatinnucleoli (wie das Chromatin).

Fig. 72. Ausbildung des Doppelnucleolus.

Fig. 73 u. 74. Doppelnucleoli entstanden durch Zusammenlegen von je einem Plastin- (blau) und Chromatinnucleolus (rot).

Fig. 74. Vakuolisierung des Chromatinnucleolus.

Fig. 75—77. Doppelnucleoli, Fixierung Petrounkewitsch, Färbung mit Gentianaviolett.

Fig. 77. Die Chromatinhälfte des Doppelnucleolus ist blass wie das Chromatin, die Plastinhälfte tiefbau gefärbt.

Fig. 75—77. Umwandlung des Chromatin- in Plastinnucleolus; die beiden Hälften am Ende dieses Prozesses sind gleichmässig tiefblau gefärbt. Homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 12.

Fig. 83—85. Differente Färbung der Plastinnucleoli und des Kernchromatins durch Borax-Carmin-Bleu de Lyon. Fixierung konc. Sublimat. Homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 18.

Fig. 78—82. Ausstossung der Nucleoli aus dem Kern. In Fig. 80—82 ein Teil von der Kernmembran aufgelöst.

Fig. 78a. Doppelnucleolus mit stark vakuolisierter Chromatinhälfte. Homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 18.

Fig. 78 bei Leitz homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 8, Fig. 79 homog. Imm. $^1/_{12}$, Komp.-Ok. 6, Fig. 80 homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 6, Fig. 81, 82

homog. Immers. 1/12, Komp.-Ok. 8, Tubuslänge 170 mm; auf dem Arbeitstisch. Fixierung mit konz. Sublimat, Färbung Hämatoxylin-Eosin.

Tafel VIII.

Chromidienentwicklung bei den männlichen Geschlechtszellen von Helix pomatia. Fixierung nach Flemming, Färbung mit Safranin-Hämatoxylin Delafield. Fig. 86—100, 102 bei homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 8, Tubuslänge 170; auf der Höhe des Mikroskoptisches gezeichnet.

Fig. 86—91. Entstehung der Chromidien.

Fig. 92—93. Ausbildung der Chromidialfädchen, Übergang zu den Pseudochromosomen.

Fig. 94—95. Chromidialfädchen, ausgebildete Pseudochromosomen.

Fig. 96—98. Ausbildung des Nebenkerns aus den Pseudochromosomen.

Fig. 99—102. Weitere Umwandlungen des Nebenkernes — Zerfall der Chromidialfädchen in Chromidialkörner. Zerfall des Nebenkernes im Pseudochromosomen.

Fig. 103—106. Gleiten der Chromidien des Achsenfadens entlang gegen das Ende des Spermatozoons und Abstreifen eines Teils des Plasmas und des Chromidialhaufens. Fig. 103. Querschnitt von einem Spermatozoon durch die Stelle der Chromidialanhäufung. Fig. 103 bei Okul. 0, Objekt. 7a, Fig. 103a homog. Immers. 2 mm, Ok. 0, Fig. 104 homog. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 6, Fig. 105—106 bei homog. Immers. 2 mm, Ok. 0 — gezeichnet.

Fig. 107 u. 108. Ausgebildete Spermatozoen.

Berichtigung.

Seite 73 und 74 lies statt Fettkörnchen, Fettkörnchenbildung, Fettkörnerausscheidung, Fetttropfen: **Eiweiss**körnchen, **Eiweiss**körnchenbildung etc.

Über die Anlage der ultimobranchialen Körper bei den Vögeln.

Von

Hans Rabl.

Hierzu die Tafeln IX—XI und 8 Textfiguren.

Die im Titel angeführten Organe sind identisch mit jenen, welche bisher als Suprapericardialkörper, postbranchiale Körper, akzessorische Schilddrüsen, laterale Schilddrüsen u. ä. bezeichnet wurden. Ihr Entdecker ist Wölfler (43), der ihre Entwicklung als erster bei den Säugetieren beschrieb. Der Name „ultimobranchiale Körper" stammt von Greil (5). Indem ich denselben schon im Titel verwende, soll bereits im voraus der Inhalt der folgenden Mitteilung gekennzeichnet sein. Ich will darin zeigen, dass der Mutterboden jener Organe in den letzten Kiemenspalten gegeben ist.

Für die Vögel wurde dieser Beweis noch nicht erbracht. Dagegen liegen bezüglich der Reptilien (Lacerta agilis) Angaben von Peter (23) und für die anuren Amphibien (Rana temporaria, Bufo vulgaris, Hyla) solche von Greil (5) vor, worin dargetan wird, dass der Ursprung jener Körper in der sechsten Kiementasche zu suchen ist. Durch diesen Befund stehen die genannten Forscher im Gegensatze zu Maurer, welcher auf Grund von Untersuchungen, die sich auf Amphibien, Reptilien und Säugetiere (Echidna) bezogen, behauptet, dass die ultimobranchialen Körper ein selbständiges Produkt des Schlundepithels seien, indem sie stets hinter den jeweilig letzten Kiemenspalten entstünden. Die letztere Ansicht vermag ich auf Grund der im folgenden beschriebenen Verhältnisse nicht zu teilen und so habe ich auch von der Verwendung der von Maurer eingeführten Bezeichnung „postbranchiale Körper" Abstand genommen, obwohl dieselbe bereits von vielen Seiten Zustimmung gefunden hat.

Ehe ich zur Darstellung meiner Befunde, die sich auf die Entwicklung der ultimobranchialen Körper bei der Ente beziehen, eingehe, möchte ich eine kurze Übersicht über die Angaben derjenigen Autoren geben, welche sich bisher mit der Entwicklung dieser Bildungen bei den Vögeln beschäftigt haben.

Es ist recht schwer, zu entscheiden, welcher Forscher in dieser Frage vorangeschritten ist. Denn es wurden anfangs die verschiedenen Derivate der Kiemenspalten noch nicht auseinander gehalten, sondern Branchialdrüsen[1] (Epithelkörperchen), ultimobranchiale Körper und Thymusanlagen mit einander verwechselt. Der Entdecker der ersteren war Robert Remak (32), welcher sie unter dem Namen „Nebendrüsen der Schilddrüse" bei reifen Hühnerembryonen beschrieb. Ob er auch Entwicklungstadien von ultimobranchialen Körpern beobachtet hat, lässt sich aus seiner knappen Darstellung nicht entnehmen. Ebenso scheint Götte (4) nur die Anlagen der Branchialdrüsen, nicht aber unsere Organe gesehen zu haben. Denn er macht nur die Angabe, dass sich die zwei hinteren Kiementaschen „sowohl gegen die Darmhöhle als auch nach aussen schliessen" und „sich später in kleine Drüsenkörper verwandeln, welche sich auch nach oben zur Carotis erheben, aber selbstverständlich hinter den eigentlichen Schilddrüsen liegen, denen sie an Grösse bei weitem nachstehen."

Dagegen halte ich es für wahrscheinlich, dass Seessel (35) in der Meinung, die Nebendrüsen Remaks vor sich zu haben, als erster die Entwicklung der ultimobranchialen Körper verfolgte. Pag. 456 sagt er nämlich: „Während der Abschnürung der eigentlichen Schilddrüse lösen sich gleichzeitig beim Hühnchen von der oberen Schlundwand zwei epitheliale Blasen ab . . . Dieselben liegen in einer Höhe mit dem Oberkiefer, sind rundliche, durch einen engen Gang mit der Schlundhöhle kommunizierende Gebilde und haben einen Durchmesser von 125 μ." Später wandeln sie sich in länglich-ovale, solide Körper um, welche sich bei Embryonen vom 7. Tag oberhalb der Schilddrüse, der Trachea dicht angelagert befinden, und in deren Innerem „ein einziger grosser Follikel zu erkennen ist, dessen sagitaler Durchmesser 83 μ und dessen Längendurchmesser 124 μ beträgt. Er ist aus Zylinderzellen gebildet und enthält eigene Gefässe."

Eine genauere Kenntnis der ultimobranchialen Körper und der Kiemenspaltenderivate überhaupt datiert erst von jener Zeit an, in der die Untersuchungen auf eine breitere, vergleichend-

[1]) Ich ziehe obigen Ausdruck, der von französischen Autoren herrührt, der Bezeichnung „Epithelkörperchen" vor, weil er mehr beinhaltet als dieser.

entwicklungsgeschichtliche Basis gestellt wurden. Der erste Autor, der sich von diesem Gesichtspunkte leiten liess, war de Meuron (23). Er untersuchte das Schicksal der Kiemenspalten und beschrieb die aus ihnen hervorgehenden Organe bei Embryonen von Acanthias, Bufo, Lacerta, Gallus und Ovis. Was speziell seine Angaben über die Entwicklung der ultimobranchialen Körper beim Hühnchen betrifft, so sei aus ihnen hervorgehoben, dass die „akzessorischen Schilddrüsen", wie de Meuron diese Organe nennt, als ventrale Ausbuchtungen des Pharynx an den Mündungen der vierten Taschen zuerst bei Embryonen von $4^1/_2$ Tagen auftreten. Bei Embryonen von $5^1/_2$ Tagen sind es Bläschen, deren Wand von Zylinderzellen gebildet wird, und die durch einen Kanal mit nur enger Lichtung mit dem Schlunde verbunden sind. Am sechsten Tage obliteriert der Gang. — Die histologische Differenzierung gleicht jener der medianen Schilddrüsenanlage. — Die Auffassung, welche de Meuron bezüglich der Phylogenese der ultimobranchialen Körper entwickelte, soll erst am Schlusse dieser Abhandlung gewürdigt werden.

Die eben referierte Arbeit bildete die Veranlassung zur Publikation der sehr interessanten Untersuchungsergebnisse van Bemmelens (39), dem Entdecker der ultimobranchialen Körper bei den Haien, die er bekanntlich mit Rücksicht auf ihre Lage als „Suprapericardialkörper" bezeichnet hatte. Denselben Namen übertrug van Bemmelen auf alle, mit diesen homologe Bildungen. — Bei den Vögeln leitet er den Körper von einer Ausbuchtung des Pharynx ab, „die vielleicht die Andeutung einer fünften Tasche ist". Im Laufe des fünften und sechsten Bruttages ist diese Anschwellung des Pharynx sowohl mit dem Schlunde, wie mit der dritten und vierten Tasche durch Stiele verbunden. Nach Lösung dieser Verbindungen wird der Suprapericardialkörper frei.

An van Bemmelen schliessen sich nach dem Zeitpunkt ihres Erscheinens die Arbeiten von Mall (16) und Kastschenko (12) an, beide im gleichen Bande des Archives für Anatomie und Physiologie publiziert. Mall fasst die Nebenschilddrüsen Seessels als die Anlagen der Thymus auf, worin ich diesem Autor jedoch nicht beistimmen kann. Die ultimobranchialen Körper aber leitet er ganz richtig von einer ventralen Ausbuchtung der vierten Kiementasche ab, welche er als „fossa

subbranchialis" bezeichnet. „Ihre Richtung verläuft zwischen dem fünften Arterienbogen" (nach der jetzigen Auffassung wäre dies der sechste) „und dem Schlunde, während die vierte innere Tasche seitwärts und aboralwärts zwischen dem vierten und fünften Aortenbogen hereingeht." Später wird der durch das Epithel der vierten inneren Tasche gebildete Körper bisquitförmig, seine Verbindung mit dem Schlunde wird gelöst und indem er schliesslich sein Lumen verliert. geht aus einem Teile desselben, der fossa subbranchialis, das „Corpus y" hervor, während der Rest der vierten Tasche das „Corpus x" liefert. Der letztere Körper vereinigt sich mit dem unteren knolligen Ende der Thymusanlage zu einem einheitlichen Organ, das sich bei Embryonen von 14 Tagen vollständig mit der mittleren Thyreoideaanlage verbindet. Infolgedessen nennt Mall diese Masse seitliche Schilddrüsenanlage. eine gewiss unglückliche Bezeichnung, da sie jener Zellgruppe, welche schon lange bei den Säugern seitliche Schilddrüsenanlage heisst, nicht homolog ist.

Aus der Arbeit Kastschenkos interessieren vor allem die Angaben über die Kiemenspalten. Zu Anfang des vierten Tages, wenn die Schlundspalten am mächtigsten entwickelt sind, unterscheidet Kastschenko sechs äussere und fünf innere Furchen. Erste bis dritte Furche sind zu dieser Zeit durchgebrochen, die vierte äussere und innere Furche haben sich bis zur vollständigen Berührung genähert. „Die fünfte Schlundausbuchtung steht der fünften Epidermiseinstülpung sehr nahe gegenüber, aber weder in diesem Entwicklungsstadium, noch in den späteren tritt sie mit derselben in Verbindung. Die sechste Epidermiseinstülpung hat keine entsprechende Ausbuchtung des Schlundes." Übrigens verschwinden fünfte und sechste äussere Furche noch im Laufe des vierten Tages. Bezüglich der ultimobranchialen Körper macht Kastschenko keine speziellen Bemerkungen. Er betont nur gegen de Meuron, dass die von diesem Autor beschriebenen Anlagen der lateralen Schilddrüsen bei allen Embryonen mit der vierten Schlundtasche in Verbindung bleiben und ihr Schicksal teilen. Eine Abschnürung von der vierten Tasche kommt bis zum achten Tag (das letzte Entwicklungsstadium, das untersucht wurde) nicht vor.

Ich komme nun zur Besprechung einer Arbeit, welche zwar keinen direkten Bezug zum Gegenstand dieser Abhandlung besitzt,

die aber aus dem Grunde besondere Erwähnung verdient, weil darin mit aller Bestimmtheit — wie dies auch von Kastschenko geschah — fünf Kiementaschen beim Hühnchen beschrieben werden. Sie stammt von Liessner (14). Von einem Hühnchen von 90 Stunden sagt dieser Forscher: „Ausser der beschriebenen Anlage zum vierten Kiemenspaltenpaare findet sich bei diesem Embryo noch ein fünftes angelegt; es sind deutlich äussere und innere Kiemenfurchen wahrnehmbar, letztere in Gestalt seichter Ausbuchtungen des Darmdrüsenblattes, die durch eine breite Schicht mittleren Keimblattes vom Hornblatt getrennt sind. Bei einem Hühnchen von 108 Stunden ist die fünfte innere Kiemenfurche etwas mehr markiert; bei einem Hühnchen von etwa 120 Stunden ist die fünfte innere und äussere Furche am besten ausgeprägt. Das Bindegewebe, das Ekto- und Entoderm von einander trennt, erscheint nicht dicker als das die Furchen auskleidende Epithellager. Trotzdem ist hier von aussen keine fünfte Furche zu sehen, sodass vierter und fünfter Kiemenbogen, von aussen betrachtet, als ein einziger erscheinen. Später werden auch die fünften inneren Kiemenfurchen ganz verwischt."

Der letzte Autor, der sich mit der Entwicklung der ultimobranchialen Körper bei den Vögeln beschäftigt hat, ist Verdun (42), der sich gleich de Meuron und v. Bemmelen nicht auf eine einzige Wirbeltierklasse beschränkte, sondern neben den Vögeln (Huhn) auch die Säugetiere berücksichtigte. Die lateralen Schilddrüsen, wie Verdun die ultimobranchialen Körper in Übereinstimmung mit jenen Autoren nennt, die ihre Entwicklung bei den Säugetieren allein untersuchten, erscheinen zum ersten Male bei Hühnerembryonen von 124 Stunden. Sie bilden Ausbuchtungen des Schlundes hinter den vierten Taschen, die sie nach aussen drängen, und liegen an der Stelle, an welcher die fünften Taschen zu erwarten wären. Darum bezeichnet sie auch der Verfasser in seinen Figuren mit V. Bei einem Embryo von 164 Stunden, bei welchem bereits die aus den dritten und vierten Taschen hervorgehenden Thymusanlagen und Branchialdrüsen sichtbar werden, bilden die lateralen Thyreoideae Blasen, die mittels eines dicken, epithelialen Stieles an der unteren Schlundwand hängen. Die vierten Taschen sind bereits vollkommen vom Pharynx abgetrennt, liegen den lateralen Schilddrüsen aber noch unmittelbar an. Doch schon bei einem nur um vier Stunden älteren Embryo sind sie

von diesen abgerückt, während die letzteren als dickwandige Blasen zu den Seiten der Trachea liegen bleiben. So trifft man die seitlichen Schilddrüsen noch bei Embryonen von 216 Stunden. Erst bei Embryonen von 10 Tagen werden die Blasen in grösstenteils kompakte Haufen von Epithelzellen verwandelt. Daneben sind aber auch kleine, von prismatischen Zellen ausgekleidete Hohlräume zu erkennen. Das Aussehen der Epithelzellen des kompakten Anteiles ist ein verschiedenes. Der grössere Teil dieser Elemente ist klein, und ihre Kerne sind schwach gefärbt. Andere Zellen sind grösser, mit dunklen Kernen und erscheinen zu Strängen vereinigt, wie solche die erste Thymusanlage der dritten und vierten Tasche zusammensetzen. Dem entsprechend findet man im ultimobranchialen Körper des erwachsenen Huhnes Inseln von lymphoidem Gewebe vom Aussehen der benachbarten Thymuslappen. Diese Tatsache, sowie das gleichzeitige Vorkommen einer kleinen Branchialdrüse im Parenchym jenes Körpers lässt Verdun wohl an die Möglichkeit denken, dass im ultimobranchialen Körper Reste hinterer Taschen enthalten seien. Die Abwägung aller in Betracht kommender Verhältnisse spricht aber nach Meinung des Autors für eine selbständige Entwicklung des Organs.

Als letzter Arbeit muss in dieser historischen Skizze der eingehenden Untersuchung von Kallius (10) über die Entwicklung der Zunge der Vögel gedacht werden, wenngleich in derselben die Entwicklung der verschiedenen Kiemenspaltenderivate nicht Platz gefunden hat. Kallius ist der einzige Autor, der sich mit den Kiementaschen der Ente beschäftigt hat. Ausser der Ente untersuchte er noch den Sperling und den Wellenpapagei. Aus seinen Arbeiten interessiert hier vor allem, dass er, wie Kastschenko und Liessner, den Vögeln fünf Kiementaschen zuschreibt. Die hinter den fünften Taschen gelegenen breiten Wülste, welche die seitliche Begrenzung des Einganges in das Darmrohr bilden und den Arythenoidwülsten bei den Reptilien entsprechen, betrachtet Kallius mit Rücksicht auf ihre Lage und ihr Aussehen als sechste Bögen, deren mesodermale Grundlage sich in die Wand des Darmrohres fortsetzt, ohne dass hinter ihnen noch ein Taschenpaar zur Ausbildung käme. Dieser Deutung vermag ich mich nicht anzuschliessen. Welche Bildungen als sechste Bögen aufzufassen sind, werde ich im folgenden klarlegen.

Wenn ich zum Schluss ein Bild vom heutigen Stand unserer Kenntnisse über die Entwicklung der ultimobranchialen Körper der Vögel entwerfe, so muss ich den Satz voranstellen, dass die Vögel mindestens fünf innere Kiementaschen besitzen. Wir sind demnach berechtigt, bei jenen Autoren, die nur vier Kiementaschen gefunden haben, anzunehmen, dass ihnen das Stadium, in welchem fünf Kiementaschen vorhanden sind, entgangen ist. Ein derartiges Übersehen ist mit Rücksicht auf die kurze Existenz der fünften Tasche sehr wohl möglich. Übrigens haben auch v. Bemmelen und Verdun der Vermutung Raum gegeben, dass die hinter der vierten Tasche gelegene Ausstülpung des Pharynx, welche den ultimobranchialen Körper liefert, eine fünfte Tasche sein könnte. Es ist daher die Darstellung, welche Maurer (22) in Hertwigs „Handbuch der Entwicklungsgeschichte", im Kapitel über „Die Entwicklung des Darmsystems" gibt, unrichtig. Maurer sagt dort: „Bei den Vögeln treten nach den Angaben aller Autoren vier Schlundspalten auf." — Leider haben gerade jene Autoren, welche das erste Auftreten und das Aussehen der Kiemenspalten am genauesten untersuchten, ihre weiteren Schicksale nicht oder nur unvollkommen verfolgt. Darum sind wir bis heute über das Verhalten der ultimobranchialen Körper zu den fünften Taschen im Unklaren und gerade dieses Verhalten ist für die Deutung der fraglichen Organe von Wichtigkeit. Endlich ist noch von keiner Seite das Vorkommen von sechsten Taschen beschrieben worden, obwohl ihr gelungener Nachweis bei den Reptilien es von vorneherein nicht unwahrscheinlich macht, dass auch bei den Vögeln solche anzutreffen sind.

Wollte man die in der Literatur niedergelegten Angaben über die Entwicklung der ultimobranchialen Körper ohne weiteres akzeptieren, so würden sich diese Organe als Derivate des Schlundepithels darstellen, welche hinter den vierten Taschen paarig entstehen und sich späterhin zu Bläschen umwandeln, welche noch durch längere Zeit vermöge eines Stieles mit der Rachenwand in Verbindung stehen. Dieser Stiel, der auch bei den Säugetieren vorhanden ist und dort als ductus lateralis (Kastschenko), canal thyréo-pharyngien (Simon)[1] bezeichnet

[1]) Thyroide latérale et glandule throidienne chez les Mammifères. Thèse de Nancy 1896 (zitiert nach Verdun [42]).

wurde, gehört übrigens nicht nur der seitlichen Schilddrüsenanlage an, sondern gleichzeitig auch der vierten Tasche. Gute Abbildungen, welche die Beziehungen von dritter und vierter Tasche und ultimobranchialem Körper zum Schlunde zeigen, finden sich in der Arbeit von Kastschenko (12, Fig. 8) und Verdun (42, Fig. 79). Später obliteriert der Gang, während sich die Wand des ultimobranchialen Körpers verdickt. Schliesslich geht aus dem Bläschen jenes komplizierte Organ hervor, dessen Zusammensetzung am genauesten von Verdun geschildert wurde. Wie übrigens dieser Autor selbst ohne weiteres zugibt, sind seine Befunde noch zu spärlich, um ein abgeschlossenes Bild desselben zu vermitteln. Es bedarf in dieser Hinsicht noch intensiverer Arbeit, um Zahl und Bau der im ultimobranchialen Körper enthaltenen Branchialdrüsen und Thymusläppchen festzustellen.

Gleich den meisten meiner Vorgänger habe auch ich mich mit den ferneren Schicksalen des ultimobranchialen Körpers nicht beschäftigt, sondern verlasse ihn in der vorliegenden Arbeit dort, wo er sich als bläschenförmiger Körper vom Schlund abgeschnürt hat. Dagegen bin ich in der Lage, über seinen Ursprung näheren Aufschluss zu geben, wodurch die Differenzierung von Epithelkörperchen und Thymusgewebe in seinem Innern voll verständlich wird.

Ich will bei den folgenden Mitteilungen von einem Stadium ausgehen, in welchem fünf Kiemenfurchen zu sehen sind.[1]) Dasselbe entspricht dem Stadium VI von Kallius.

Es handelt sich um einen Entenembryo von 4 Tagen, 7 Stunden, $6^1/_2$ mm N.-St.-L, mit 42 Umwirbeln, von welchem ein Frontalschnitt durch die Kiemenbogenregion in Textfig. 1 wiedergegeben ist. Von den fünf Taschen ist die erste links noch nicht, rechts bereits durchgebrochen. Die zweite Tasche ist schon beiderseits in eine offene Spalte umgewandelt; die dritte innere Furche hat sich soweit vertieft, dass ihr Entoderm bereits in grösserer Ausdehnung mit dem Ectoderm der äusseren Furche in direkter Berührung steht. Ähnlich verhält sich die vierte Tasche; doch ist die Verbindung ihres Epithels mit dem

[1]) Bezüglich der Technik sei bemerkt, dass die Embryonen in Pikrinsäure-Sublimat fixiert, in Cochenille-Alaun oder Boraxcarmin durchgefärbt und teils in Paraffin, teils in Celloidin eingebettet waren.

Ectoderm nur auf eine geringe Strecke beschränkt. Die fünfte Tasche erreicht das äussere Keimblatt nicht, sondern wird von demselben – auch an ihrer Spitze – durch eine Mesodermschicht von etwa 40 μ Dicke getrennt. Auffallenderweise ist das Epithel, welches die fünfte Tasche auskleidet, von bedeutender Höhe. Es ist ebenso wie im übrigen Schlund ein einschichtiges, stellenweise

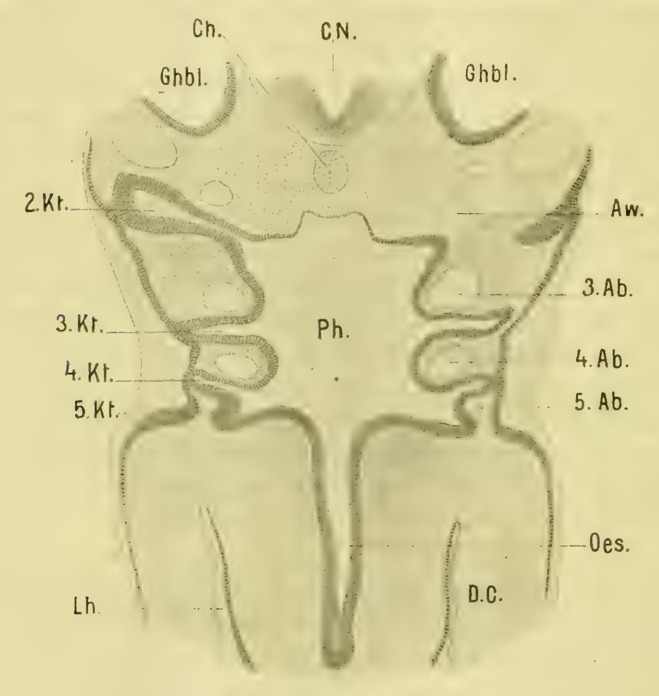


Fig. 1.

Frontalschnitt durch die Kiemenbogenregion eines Embryo von 4 Tagen, 7 Stunden, $6^1/_2$ mm N.-Stl. Ab. = Aortenbogen, Aw. = Aortenwurzel, Ch. = Chorda, C. N. = Centralnervensystem, D. C. = Ductus Cuvieri, Ghbl. = Gehörbläschen, Kt. = Kiementasche, Lh. = Leibeshöhle, Oes. = Oesophagus, Ph. = Pharynx. Vergr. 50.

vermutlich mehrreihiges Zylinderepithel, doch beträgt die Höhe der Zellen ca. 32 μ, während das angrenzende Epithel der kaudalen Wand der vierten Tasche nur eine Dicke von 24, das Epithel der kranialen Wand derselben Tasche nur eine solche von ca. 14 μ aufweist. Erwähnenswert ist auch das Verhalten der vierten und fünften Tasche zur Höhle des Schlundes. Die

beiden letzten Taschen sind nämlich nicht von der gleichen Länge wie die dritte Tasche, sondern erscheinen vielmehr wesentlich kürzer. Objektiv lässt sich der Befund folgendermaßen schildern: Der Pharynx besitzt hinter der dritten Tasche eine weite Ausstülpung, in welche kranial die vierte, kaudal die fünfte Tasche einmündet. Dies ist deutlich in Fig. 1 zu sehen. Die dritte Tasche besitzt eine durchschnittliche Lichtung von 26 μ Durchmesser, nur an ihrer trichterförmigen Mündung in den Schlund ist sie weiter. Ihre Länge beträgt ca. 200 μ. Demgegenüber besitzt das Lumen der vierten Tasche nur einen Durchmesser von ca. 15 μ, ihre Länge beträgt 100 μ; die Ausbuchtung des Pharynx, in welche sie mündet, hat einen Durchmesser von ca. 60 μ und eine Länge von 110 μ. Die fünfte Tasche erscheint im Frontalschnitt im Gegensatz zur vierten Tasche, die noch wie die dritte das Aussehen eines fingerförmigen Kanales besitzt, als spitz zulaufendes Grübchen. Aus der Abbildung ergibt sich, dass man die fünfte Tasche auch als ein Divertikel der vierten Tasche bezeichnen könnte. Die Ursache dieses Verhaltens liegt darin, dass der fünfte Kiemenbogen nur gering entwickelt ist und daher nur eine niedrige Leiste bildet. Infolgedessen sind vierte und fünfte Tasche mit ihren inneren Anteilen von vornherein zusammengeflossen.

Dass der kleine Höcker zwischen den beiden Divertikeln der kaudalen Pharynxausstülpung in der Tat der fünfte Kiemenbogen ist, geht wohl aus seinem Aussehen unzweifelhaft hervor. Ausserdem lässt sich dies auch daran erkennen, dass er den fünften Arterienbogen enthält. Derselbe entspringt vermittels zweier Wurzeln, die sich alsbald wieder miteinander vereinigen, aus einem gemeinsamen Stamme mit der A. pulmonalis. Während sich die letztere aber dorsalwärts wendet, zieht der fünfte Aortenbogen lateralwärts. So gelangt er in den entsprechenden Kiemenbogen, den er durchsetzt. Schliesslich verbindet er sich mit dem vierten Arterienbogen, unmittelbar bevor sich derselbe mit dem dritten Bogen zur Aortenwurzel vereinigt. Da ich mich zum Zwecke der genauen Bestimmung der Kiemenbogen mit dem Verhalten der Aortenbogen näher befasste, will ich hier noch einige anderweitige Notizen darüber folgen lassen.

Der erste Arterienbogen hat beim vorliegenden Embryo bereits seine Verbindung mit der dorsalen Aorta verloren und

bildet nur mehr einen Ast des zweiten Bogens. Dieser entspringt in der Höhe der Anlage der Thyreoidea und mündet als selbständiges Gefäss in die Rückenaorta. Der kranialwärts von dieser Mündungsstelle sich erstreckende Abschnitt der letzteren stellt die Carotis dorsalis dieses Stadiums dar. Die kaudale Verlängerung derselben bildet das Anfangsstück der Aortenwurzel. Dieses letztere Gefäss nimmt den dritten Aortenbogen auf, unmittelbar nachdem sich derselbe mit dem vierten Bogen vereinigt hat. — Über den dritten und vierten Aortenbogen, die beiden stärksten, ist nichts besonderes zu bemerken. Ein sechster Arterienbogen lässt sich noch nicht mit Sicherheit erkennen, während die A. pulmonalis bereits in ansehnlicher Länge zu verfolgen ist.[1])

Dem gleichen Stadium, das eben geschildert wurde, kann man auch einen etwas älteren Embryo von 4 Tagen, 8 Stunden, $6^1/_2$ mm N.-St.-L., mit 46 Urwirbeln zurechnen. Denn auch dieser hat fünf Kiementaschen und fünf Kiemenbogen, von welchen der letzte — wie im früheren Falle — nur wenig entwickelt ist. Ein Unterschied gegenüber dem erst beschriebenen Embryo besteht nur mit Rücksicht auf das Verhalten der Aortenbogen. Es sind hier nämlich alle sechs aus dem Truncus arteriosus entspringende Arterien nachweisbar. Doch ist der Truncus bereits soweit gespalten, dass nicht nur der erste Bogen als Ast des zweiten, sondern auch der zweite als Ast des dritten erscheint. Nur dieser und die folgenden Bogen entspringen direkt aus dem Truncus. — Der erste Bogen hat — so wie im früheren Falle — seine Bedeutung als Zufluss der dorsalen Aorta bereits verloren. Auch der zweite Bogen erscheint nicht mehr als Verbindung von ventraler und dorsaler Aorta, sondern besitzt in der Mitte seines Verlaufes eine Unterbrechung. Dadurch ist er in zwei Gefässe zerfallen, in ein ventrales, welches als Ast der Carotis ventralis erscheint und in ein dorsales, das einen Ast der Carotis dorsalis darstellt. Beide Äste besitzen ein geringeres Kaliber, als im früheren Falle der ununterbrochene Bogen besass. Der fünfte Aortenbogen ist, wie beim vorigen Embryo, in ganzer Länge vorhanden. Der sechste Bogen entspringt gemeinsam mit dem fünften und mündet alsbald in diesen wieder ein; so bildet er nur eine Brücke, die zwei Punkte im Verlaufe desselben ver-

[1]) Das Auftreten der A. pulmonalis zeitlich vor dem hintersten Aortenbogen wurde auch von Kastschenko beschrieben.

bindet. An seinem ventralen Ursprung ist er um mehr als die Hälfte enger als an seiner dorsalen Mündung. Auch die A. pulmonalis ist an ihrem Ursprung bedeutend weiter als der mit ihr verbundene sechste Arterienbogen.

Bei einem Embryo von 4 Tagen 17 Stunden, 6 mm Sch.-Stl. (s. Textfig. 2), sind die Aortenbogen in ihrer Um- und Ausbildung noch nicht ganz soweit vorgeschritten. Der zweite



Fig. 2.

Frontalschnitt durch die Kiemenbogenregion eines Embryos von 4 Tagen, 17 Stunden, 6 mm Sch.-Stl. Ab. = Aortenbogen, Am. = Amnion, Aw. = Aortenwurzel, Ch. = Charda, C. N. = Centralnervensystem, C d. = Carotis dorsalis, G. a. = Ganglion acusticum, Ghbl. = Gehörbläschen, G. gl. = Ganglion glossopharyngei, Kb. = Kiemenbogen, Kt. = Kiementasche, Ph. = Pharynx, V. j. = Vena jugularis. Verg. 50.

Bogen ist nämlich noch in seiner ganzen Länge erhalten, der sechste Bogen hingegen scheint noch nicht vollständig ausgebildet zu sein; wenigstens lässt er sich im mittleren Teile seines Verlaufes nicht mit Bestimmtheit nachweisen. Man kann vielmehr nur sein ventrales Anfangsstück und seine dorsale Mündung er-

kennen. Er entspringt gemeinsam mit dem fünften Aortenbogen aus dem Truncus und mündet dorsal wieder in den fünften Bogen ein. Das dorsale Stück ist etwas länger und weiter als das ventrale. Ob dieser Umstand damit erklärt werden darf, dass das erstere vor dem letzteren entsteht, wie dies von Peter (23) bei der Eidechse, von Tandler (35) beim Menschen gefunden wurde, will ich dahingestellt sein lassen.

Entgegen dieser geringeren Entwicklung des Gefässsystems lässt der Schlund dieses Embryos einen höchst bemerkenswerten Fortschritt gegenüber dem vorbeschriebenen erkennen. Wie Textfig. 2 (rechts) zeigt, wird nämlich die kaudale Wand jenes Pharynx-Divertikels, das aus der Confluenz der inneren Teile von vierter und fünfter Tasche hervorgegangen ist, und in welches der äussere Teil der genannten Taschen mündet, durch einen kleinen Höcker vorgestülpt. Dadurch erhält nunmehr auch die fünfte Tasche am Frontalschnitt ein kanalartiges Aussehen, während medial von der fünften Tasche eine neue Grube erscheint, die als sechste Kiementasche bezeichnet zu werden verdient. Dieselbe besitzt am Schnitte das gleiche Aussehen wie die fünfte Tasche in Textfig. 1.

Dasselbe Verhalten, das in Fig. 2 von der linken Seite des Embryo dargestellt ist, lässt sich 40 μ kaudalwärts auch von der rechten Seite feststellen. Es besteht demnach in diesem Stadium jederseits ein sechster Kiemenbogen und eine sechste Tasche.

Als ich diese Verhältnisse kennen lernte, glaubte ich, der Erste zu sein, welcher dergleichen Bilder vor Augen bekommen hatte. Die genaue nachträgliche Durchsicht der Literatur ergab mir jedoch, dass schon Kallius in seiner oben erwähnten Arbeit jenen Höcker gesehen hat, den ich für den sechsten Kiemenbogen halten muss. Kallius fand ihn in den Stadien IX—XI, d. h. bei Embryonen von 4 bis 4,5 mm grösster Kopflänge und 7,5 mm N.-Stl. Er sagt über ihn und seine Umgebung folgendes: „Die fünften Schlundbogen sind sehr kleine Wülste, die hinter den vierten fast versteckt sind. Sie sind gegen das vorige Stadium verhältnismässig kleiner geworden. Die fünften Taschen erreichen nicht das äussere Epithel. Von diesen Taschen geht auf mehreren Schnitten im spitzen Winkel noch ein kleiner mit demselben Epithel ausgekleideter Spaltraum ab; in der Rekonstruktion liegt dementsprechend hinter den fünften Bogen auf

beiden Seiten noch ein kleiner schmaler Wulst, der dieselbe Verlaufsrichtung wie jener Bogen hat. In ihm liegt auch ein ganz kleines Gefäss, das in die Arterie des fünften Bogens einzumünden scheint. Ob man diesen Wulst noch als Schlundbogen zu bezeichnen berechtigt ist, kann hier nicht erörtert werden, die beobachteten Tatsachen scheinen dafür zu sprechen; darüber sollen noch eingehendere Untersuchungen gemacht werden. — An einem etwas jüngeren Stadium ist von dem Wulst nur eine ganz schwache Andeutung vorhanden. Der Epithel, das aboral den kleinen, sich von der fünften Tasche abzweigenden Spaltraum begrenzt, ist beträchtlich verdickt, fast noch einmal so dick wie das Epithel der anderen Tasche. — Die sechsten Bogen (die Arythenoidwülste) begrenzen den Kehlkopfeingang . . ., ihr Verlauf ist sagittal und sie sind durch eine starke Knickung von den Leisten zur Seite der mesobranchialen Rinne getrennt.“ (S. 331 ff).

Dass ich den kleinen Höcker zwischen fünftem Kiemenbogen und Arythenoidwulste und nicht den letzteren für den sechsten Kiemenbogen halte, hat darin seinen Grund, dass bald unter, bald in ihm der sechste Aortenbogen verläuft. Beim Embryo, welcher das Objekt für die Fig. 2 lieferte, ist zwar — wie erwähnt — der sechste Bogen vielleicht noch nicht vollständig ausgebildet; doch schon sein dorsales Stück, welches im abgebildeten Schnitte auf beiden Seiten getroffen ist, zeigt die für den fertigen Bogen charakteristische Lage. Als weiteres Argument darf angeführt werden, dass jener kleine Wulst — der Zeit nach — als letzter Bogen auftritt, während die Arythenoidwülste — wie Kallius selbst angibt — bereits bei Embryonen mit 42 Urwirbeln mächtig entwickelt sind. Schliesslich wäre es sehr auffallend, wenn bei der fortschreitenden Verkleinerung, welche die Kiemenbogen in der Richtung von vorne nach rückwärts zeigen, der sechste Bogen eine stärkere Ausbildung als der vierte und fünfte erhalten würde. Betrachtet man aber die Arythenoidwülste als Bildungen, die, zum Kehlkopfeingang gehörig, kaudal vom System der Schlundtaschen gelegen sind, und fasst die erwähnten Höcker als sechste Bogen auf, so ordnen sich dieselben, sowohl was ihre Grösse wie ihre Lage betrifft, vortrefflich in den offenbaren Reduktionsprozess der kaudalen Kiemenregion ein.

Um eine noch klarere Vorstellung von dieser letzteren zu bekommen, als nach dem blossen Studium von Serienschnitten möglich ist, habe ich von dem in Rede stehenden Embryo zwei Plattenmodelle angefertigt. Das eine Modell stellt die ganze Kopf- und Halsregion des Embryo dar und zeigt Mund- und Rachenhöhle samt den einmündenden Kiementaschen der Wirklichkeit entsprechend, als Hohlräume.[1]) Das andere gibt nur

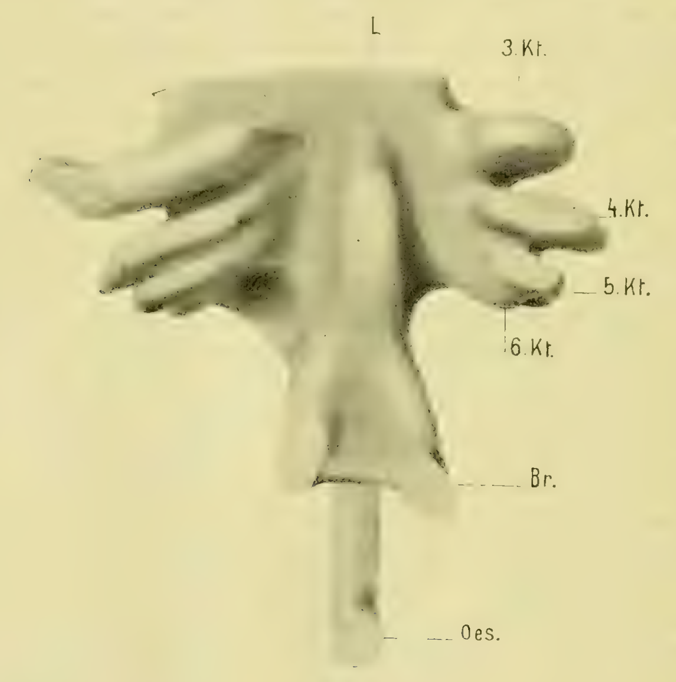


Fig. 3.
Modell der aboralen Partie des Kiemendarmes eines Entenembryos von 4 Tagen, 17 Stunden, $6^1/_2$ mm N.-Stl. Br. = Bronchus, Kt. = Kiementasche, L. = Larynxanlage. Oes. = Oesophagus.

die Gestalt des Schlundes und der Kiementaschen, als solider Körper, wieder. Den hintern Teil desselben, von der Ventralseite aus gesehen, zeigt Textfig. 3; Es wurde, wie auch alle übrigen Modelle, in 100 facher Vergrösserung ausgeführt und in der Zeichnung auf $^2/_3$ verkleinert. Ferner ist noch zu

[1]) Ich habe dasselbe einigen Herren, die sich dafür interessierten, am Anatomen-Kongress in Rostock demonstriert.

bemerken, dass nicht der Hohlraum des Schlundes, sondern seine epitheliale Auskleidung modelliert wurde. Dadurch haben die Modelle grössere Dimensionen erhalten, als wenn sie die blossen Ausgüsse des Pharynx darstellten. Dafür lassen sich die Kiementaschen jüngerer und älterer Embryonen, bei denen der Hohlraum immer kleiner, die epitheliale Wandung aber immer dicker wird, leichter vergleichen.

Aus dem Modell erkennt man noch besser als in Textfig. 2, dass, ebenso wie im früheren Stadium vierte und fünfte Tasche mit ihren inneren Anteilen zusammengeflossen erscheinen, auch fünfte und sechste Tasche in der gleichen Weise verschmolzen sind. Es setzt sich demnach jenes Pharynx-Divertikel, das nach aussen in die drei kaudalen Taschen ausläuft, zunächst aus zwei Teilen zusammen: aus einem kranialen Abschnitt, welcher die vierte Kiementasche darstellt und einem kaudalen. Das letztere Divertikel besteht wiederum aus den beiden hintersten Kiementaschen, deren Blindsäcke nur durch den äusserst rudimentären sechsten Kiemenbogen geschieden werden.

Äussere fünfte und sechste Kiemenfurchen, den inneren Taschen gegenüberstehend, sind weder an den Schnitten noch an dem grossen Modell, welches die Körperoberfläche ebensogut wie die inneren Hohlräume zeigt, zu erkennen. An letzterem sieht man nur vier Furchen. Der zweite Bogen ist mächtig entwickelt und stark nach rückwärts verbreitert, sodass er den dritten Bogen zur Hälfte überlagert. In den gut ausgesprochenen Sinus cervicalis mündet in transversaler Richtung die dritte, von hinten die vierte Furche. — Eine Durchgängigkeit der dritten Spalte ist weder bei diesem, noch bei einem anderen meiner Entenembryonen wahrzunehmen. Doch will ich von dieser Erscheinung, die von Kastschenko, Liessner u. a. für das Huhn gemeldet wird, nicht zweifeln. Ich sehe im Fehlen derselben an meinen Objekten nur den Beweis ihrer Seltenheit.[1])

Wie die Länge der Taschen in der Richtung vom Schlund gegen die äussere Oberfläche von vorne nach hinten abnimmt, so nimmt auch der dorso-ventrale Durchmesser der Tasche von

[1]) Liessner (l. c.) fand bei 31 Hühnerembryonen von 66—126 Stunden die dritte Spalte nur dreimal, darunter bei einem Embryo nur einseitig, offen. Kallius fand, wie ich, bei keinem seiner Entenembryonen eine offene dritte Spalte.

vorne nach hinten ab. Es besitzt die dritte Tasche einen dorsoventralen Durchmesser von ca. 0,32 mm, die vierte Tasche einen solchen von 0,26, die fünfte Tasche einen Durchmesser von 0,19 und die sechste einen solchen von 0,1 mm.

Was die Epithelverhältnisse betrifft, so ist zu bemerken, dass der Überzug des sechsten Kiemenbogens von ausserordentlich hohen, hellen Zylinderzellen gebildet wird. Ein gleiches Epithel, nur um weniges niedriger, ist auch an der kaudalen Seite der fünften Tasche und im Bereiche der sechsten vorhanden. Dagegen hat die craniale Wand der fünften Tasche ihr Aussehen gegen früher geändert. Hier sind die Zellen wesentlich kürzer geworden, indem sie nur mehr eine Höhe von 22 μ aufweisen. Die Länge der Zylinderzellen über dem sechsten Bogen beträgt ca. 40 μ.

Der beschriebene Embryo ist der jüngste, bei dem man sechs Kiemenbogen nachzuweisen in der Lage ist. Ausser diesem besitze ich noch sechs andere Entenembryonen, welche dieselben Verhältnisse darbieten. Ihr Alter ist höchst verschieden. Zwei davon sind 4 Tage 23 Stunden, zwei 5 Tage 16 Stunden und zwei 6 Tage alt. Doch darf der ganze Zeitraum von der zweiten Hälfte des fünften bis zum Ende des sechsten Tages nicht etwa als jener betrachtet werden, in dem stets sechs Kiemenbogen angetroffen werden. Denn ich fand bei anderen Embryonen aus dieser Periode bereits viel vorgeschrittenere Verhältnisse. Immerhin glaube ich, dass bei richtiger Bruttemperatur und normaler Entwicklung Entenembryonen vom Ende des fünften Tages das geeignete Material zum regelmässigen Nachweise der sechsten Kiementasche bilden dürften. Mit Rücksicht auf die Wichtigkeit des Gegenstandes will ich im folgenden einige der angeführten Embryonen noch einer näheren Schilderung unterziehen.

Von einem Embryo von 4 Tagen, 23 Stunden ($7^1/_2$ mm N.-Stl.) habe ich auf Taf. IX 12 Bilder von Präparaten gegeben, aus denen man das Aussehen der kaudalen Kiementaschen entnehmen kann. Es handelt sich um eine fast vollständige Serie. Nur wenige Schnitte wurden aus der Reihe als überflüssig, weil mit den benachbarten übereinstimmend, weggelassen. Der erste Schnitt (Fig. 1 a) zeigt beiderseits die dritte Kiementasche, rechts an ihrem hinteren Ende, links an ihrem Anfang getroffen. Sie grenzt in Gemeinschaft mit der zweiten äusseren Furche den dritten Kiemen-

bogen ab. Ausserdem ist auf der rechten Seite auch der vierte Kiemenbogen bereits zu erkennen, da hier bereits das vordere Ende der vierten Tasche in den Schnitt zu liegen kommt. Im vierten Kiemenbogen ist der grosse Querschnitt des vierten Arterienbogens zu sehen. Der dritte Arterienbogen ist links im Querschnitt, rechts an seinem Ursprung der Länge nach getroffen. Ausserdem ist noch beiderseits ein grosses Gefäss zu sehen, welches dorsal von den vierten Arterienbögen der Aorta zustrebt, und das ich als fünften Arterienbogen bezeichne. Es liegt an der medialen Seite des Ganglion jugulare. — Am folgenden Schnitt ist die dritte Kiementasche der rechten Seite bereits vom Schlunde getrennt, während jene der linken Seite bis zum Ectoderm verlängert erscheint. Die vierte Tasche ist durch ihr Epithel bereits mit dem Pharynx in Berührung getreten; am dritten Aortenbogen bemerkt man einen cranialen Ast, welcher neben der schlauchförmigen Anlage der Thyreoidea aus dem medialen Umfang dieses Bogens entspringt. Dieser Ast ist die Carotis ventralis, welche sich — wie aus den folgenden Abbildungen der linken Seite ersichtlich ist — weiterhin in zwei Zweige teilt, in denen wir die Anfangsstücke des zweiten und ersten Arterienbogens erkennen.

Ähnliche Verhältnisse zeigt Fig. 1c, nur ist hier das Lumen der vierten Kiementasche bereits mit dem Schlunde zusammengeflossen. Bei Fig. 1d muss auf zwei Details aufmerksam gemacht werden: 1. Sieht man hier links die erwähnte Teilung der Carotis ventralis in den zweiten und ersten Arterienbogen, für den Hyoid- und Mandibularbogen bestimmt; und 2. erscheint rechts der fünfte Arterienbogen in der Richtung nach aussen und der Ventralseite in die Länge gezogen. Diese Gestaltsveränderung beruht, wie das folgende Bild, Fig. 1e, lehrt, darauf, dass hier der Zusammenfluss des fünften und sechsten Arterienbogens getroffen ist. Denn in Fig. 1e vermag man bereits die genannten Bogen als zwei getrennte Gefässquerschnitte zu erkennen, die unter je einer flachen Erhebung der seitlichen Schlundwand gelegen sind. Diese Erhebungen stellen die dorsalen Enden der zwei hintersten Kiemenbogen dar, wie aus dem Vergleich mit den folgenden Bildern ersichtlich ist. Sie sind in Fig. 1f schon höher als in Fig. e, in Fig. g ist der fünfte Bogen bereits mit einer nach innen gekehrten Spitze ausgestattet

und in Fig. h erscheint auch der sechste Kiemenbogen unter derselben Gestalt.

Nicht uninteressant ist der in Fig. 1f abgebildete Schnitt mit Rücksicht auf die äussere Oberfläche der Halsregion. Denn es ist auf demselben neben einer deutlichen fünften auch eine schwache äussere sechste Kiemenfurche zu sehen. An den meisten der folgenden Schnitte ist nur die fünfte äussere Furche zu bemerken. Dagegen verhält sich Fig. 1k ähnlich wie 1f. Man muss sich daher vorstellen, dass die sechste Furche keine fortlaufende ist, sondern nur durch einzelne, voneinander getrennte Grübchen repräsentiert wird. — Was die Gestalt des Kiemendarmes an den Schnitten der dritten Reihe von Taf. IX betrifft, so zeigt zunächst Fig. 1i die Abtrennung jenes Pharynxdivertikels, in das die vierte, fünfte und sechste Tasche einmünden, vom medialen Hohlraume. Weiterhin trennt sich die vierte Tasche von jenem Raume, der durch den Zusammenfluss der inneren Abschnitte von fünfter und sechster Tasche gebildet wird (Fig. 1k), und schliesslich erscheint auch zwischen den letzteren ein Epithelstreifen, der den Blindsack der fünften Tasche von jenem der sechsten Tasche scheidet (Fig. l und m). Auf der linken Seite geht auch der letztabgebildete Schnitt der Reihe — mit Rücksicht auf die schiefe Schnittführung — noch nicht durch den grössten Durchmesser der hinteren Kiemenbögen. Sie erscheinen vielmehr in Fig. 1m von demselben Aussehen wie die der rechten Seite in Fig. 1f, indem der fünfte Bogen eine spitze, der sechste eine flache Erhebung der seitlichen Schlundwand darstellt. Unter beiden liegen Gefässe: der fünfte und sechste Arterienbogen. Ihr Zusammenfluss ist in Fig. 1k zu sehen. Doch auch in Fig. 1i lässt sich noch die Zusammensetzung des Gefässes, das dorsal von der vierten Kiementasche gelegen ist, aus zwei Teilen erkennen. Die weitere Verlängerung des Gefässes in kranialer Richtung (vergl. Fig. 1h, g) entspricht ihrer Lage nach genau der Mitte zwischen den beiden Röhren, aus denen es hervorgegangen ist.

An diese Beschreibung will ich die Besprechung eines wichtigen Verhaltens der kaudalen Aortenbögen knüpfen. Es ist nämlich in diesem Stadium zum ersten Male der fünfte Bogen dünner als der sechste. Und da die beiden Arterien aus einem gemeinsamen Trichter entspringen und sich an der Stelle ihrer

weitesten seitlichen Ausbiegung miteinander vereinigen, so erscheint der fünfte Bogen nur wie ein Teil der Strombahn des sechsten. Dass dem aber nicht so ist, haben die vorhergehenden Stadien gelehrt, welche den fünften Bogen bis zur dorsalen Aorta entwickelt zeigten, während der sechste Bogen eine viel geringere Länge aufwies. Seither haben sich nur die Kaliberverhältnisse geändert, ohne dass aber eine weitere Verlängerung des sechsten Bogens dorsalwärts von seiner Anastomose aufgetreten wäre. Man muss daher das in späteren Stadien vorliegende Verhältnis so auffassen, dass der in seinem ventralen Anteil stark verengte

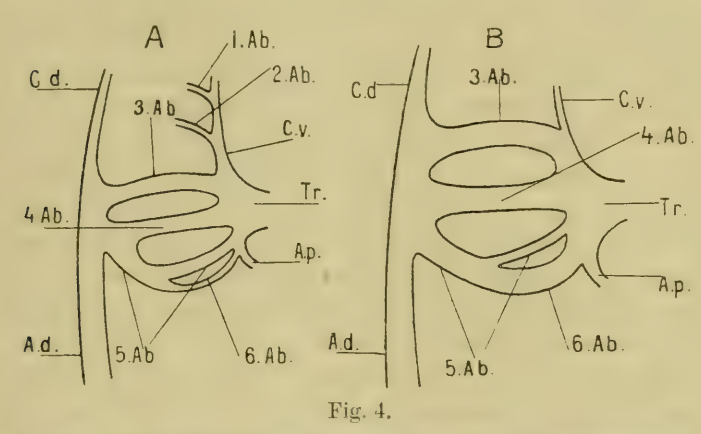


Fig. 4.

A früheres, B späteres Entwicklungsstadium des sechsten Arterienbogens. Ab. = Arterienbogen, A. d. = Aorta dorsalis, C. v. = Carotis ventralis, C. d. = Carotis dorsalis, Tr. = Truncus arteriosus, A. p. = A. pulmonalis.

fünfte Arterienbogen in dem Augenblick, in dem er sich vom Schlundepithel entfernt und mit dem sechsten Bogen vereinigt, die Weite dieses letzteren annimmt, da er ja von nun an die grössere Blutmenge desselben zu führen hat. Die folgende Textfigur soll die Entwicklung des sechsten Arterienbogens sowie die Rückbildung des fünften an zwei Schemata erläutern.[1])

[1]) Nach Absendung des Manuskriptes dieser Arbeit erschien der Artikel von W. A. Locy: The fifth and sixth Arches in Chick Embryos with Comments on the Condition of the same Vessels in other Vertebrates, Anat. Anz., 29. Bd., in welcher eine Abbildung der Aortenbogen nach einem Injektionspräparat enthalten ist. Dieselbe entspricht dem obigen Schema B. Das Aussehen des fünften Bogens in jüngeren Stadien ist dem Autor unbekannt geblieben.

Bekanntlich unterschied man in früherer Zeit auf Grund der Untersuchungen Rathkes bei den Embryonen der Amnioten fünf Aortenbögen. Später erfuhr man durch die Entdeckung van Bemmelens bei den Sauropsiden (39) und Zimmermanns (44, 45) bei Kaninchen und Mensch von der Existenz eines sechsten Bogens, der zwischen den bereits bekannten vierten und fünften Bögen aufgefunden wurde, sodass der früher als fünfter Bogen gezählte in Wirklichkeit den sechsten, der neu entdeckte Bogen den fünften Platz einnimmt. Vom fünften Bogen glaubte man, dass er allgemein ein sehr vergängliches Gebilde darstelle. Diese Ansicht trifft — wie aus der obigen Beschreibung hervorgeht — für die Vögel nicht zu. Denn hier gibt es einen sechsten Arterienbogen nur soweit ein sechster Kiemenbogen angelegt wird. Dorsalwärts aber setzt er sich in ein Gefäss fort, das durch seine Anlage als fünfter Arterienbogen gekennzeichnet ist. Da die A. pulmonalis mit dem sechsten Bogen verbunden ist, der ventrale Teil des fünften Bogens aber keinem bleibenden Gefässe den Ursprung gibt, so geht dieses letztere Stück zugrunde, während der sechste Bogen in seiner ganzen Länge erhalten bleibt. Es setzt sich demnach in späterer Embryonalperiode der letzte Aortenbogen, der vor van Bemmelen als der fünfte bezeichnet wurde, jetzt aber als der sechste gilt, aus zwei ungleichen Teilen zusammen, indem sein ventraler Teil, welcher die Pulmonalis abgibt, der sechste Bogen ist, sein dorsaler Teil aber ein Stück des fünften Aortenbogens darstellt.

Dadurch unterscheidet sich der sechste Bogen der Vögel wesentlich von dem der Eidechsen und Säugetiere, welcher bei den letzteren Klassen voll entwickelt ist und bis zur dorsalen Aorta reicht. Dagegen ist hier der fünfte Bogen von vornherein nur schwach ausgebildet, ja, nach Tandler (35) erscheint er bei der Ratte erst spät in Gestalt einer kurzen Anastomose zwischen viertem und sechstem Bogen. Lehmann (13) und Lewis (14) konnten beim Kaninchen nicht, wie Zimmermann (45) einen geschlossenen Bogen, sondern nur abortive Anlagen eines solchen nachweisen. Beim Schwein fand Lehmann ein Gefäss, das vom sechsten zum vierten Bogen verlief und sich durch einen selbständigen Ast mit der Aortenwurzel vereinigte. Lewis hingegen sah nur kleine, unregelmässige und schwer zu deutende Anostomosen zwischen den genannten Bögen. – So wie bei allen untersuchten Säuge-

tieren tritt der fünfte Bogen auch beim Menschen erst nach dem sechsten auf. Nach Zimmermann (44) stellt er eine Spalthälfte des vierten Aortenbogens dar, welche sich an der Grenze vom ventralen und mittleren Drittel von demselben ablöst und an der Grenze vom mittleren und dorsalen Drittel wieder mit ihm vereinigt. Nach Tandler (l. c.) hingegen entspringt er direkt aus dem Truncus arteriosus und mündet in den sechsten Bogen.[1]) Er gleicht darin dem fünften Bogen der Vögel, wie ich ihn im Schema B der Textfig. 4 gezeichnet habe. Die Verhältnisse, welche Peter (23) bei den Reptilien beobachtete, lassen sich besser als jene bei den Säugetieren mit der Entwicklung der kaudalen Aortenbögen der Vögel vergleichen. Denn erstens entspringt der fünfte Bogen bei Lacerta aus einem gemeinsamen Stamme mit dem sechsten und mündet in denselben wieder ein, und zweitens entsteht der erstere zeitlich vor dem letzteren.

Ich musste diese Dinge schon an dieser Stelle zur Sprache bringen, um die weiterhin zur Beschreibung gelangenden Figuren keiner unrichtigen Auslegung auszusetzen. Indem ich nach dieser Abschweifung zur Erörterung meines eigentlichen Themas zurückkehre, will ich noch die Verhältnisse bei einem Embryo beschreiben, der, entsprechend seinem etwas grösseren Alter gegenüber den beiden Embryonen, an denen bisher das Aussehen des fünften und sechsten Kiemenbogens geschildert wurde, auch ein weiteres Entwicklungs-Stadium darstellt. Der Embryo war 5 Tage, 16 Stunden alt, seine N.-Stl. (= Sch.-Stl.) betrug 8 mm. Von dem kaudalen Teile seines Kiemendarmes habe ich ein Modell angefertigt, das in Textfig. 5 dargestellt ist. Ausserdem zeigen die Figg. 2a—f, Taf. X, einige wichtige Schnitte durch die modellierte Region. Vergleicht man Textfig. 3 und 5, so fällt der zwischen ihnen bestehende Unterschied sofort in die Augen. Während bei aller Reduktion die fünfte und sechste Tasche des Embryos von 4 Tagen, 17 Stunden immerhin eine prinzipielle Übereinstimmung mit der dritten und vierten Tasche zeigen, da sie im anteroposterioren Durchmesser überall gleich weit sind und von der vierten Tasche wie von einander durch quer einspringende Bögen getrennt werden, erscheint das aus vierter, fünfter und sechster Tasche bestehende kaudale Pharynxdivertikel des Embryos von

[1]) Von dieser Tatsache konnte ich mich an den Präparaten meines Kollegen, Prof. Tandler, selbst überzeugen.

5 Tagen, 16 Stunden als eine ventrale und laterale Ausstülpung des Pharynx von mehr einheitlicher Natur. Ihr komplizierter Charakter ist nur daran zu erkennen, dass sie in drei Zipfel ausläuft: einen grösseren lateralen und zwei kleinere mediale Zipfel, von welch letzteren der eine kaudal und lateral gerichtet ist (fünfte Kiementasche), der andere rein kaudal (sechste Tasche).

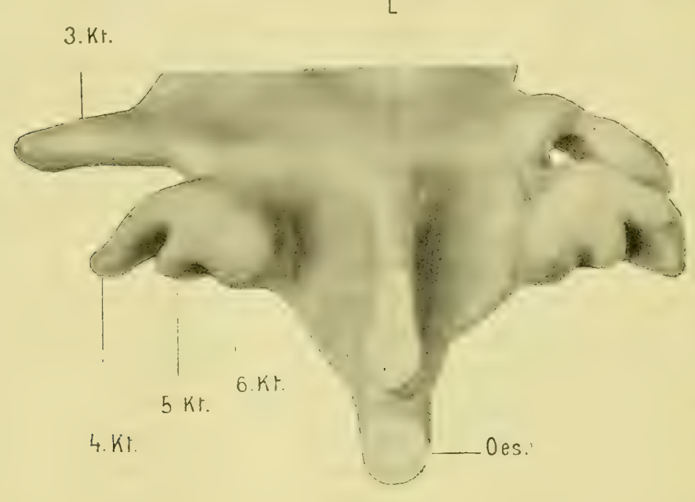


Fig. 5.

Modell der aboralen Partie des Kiemendarmes eines Entenembryos von 5 Tagen, 16 Stunden, 8 mm N.-Stl. Ansicht der Ventralseite. Kt. = Kiementasche, L. = Larynxanlage, Oes. = Oesophagus.

Diese Gestaltsveränderung des Pharynxdivertikels hängt vor allem damit zusammen, dass der fünfte Kiemenbogen eine Rückbildung erfahren hat. Dadurch sind fünfte und sechste Tasche in noch ausgiebigere Verbindung mit der vierten getreten. Nur mehr das laterale Endstück dieser letzteren hat seine Unabhängigkeit bewahrt und kann als besonderes Organ von den beiden anderen Zipfeln des Pharynxdivertikels unterschieden werden.

Was die Schnittbilder anbelangt, so zeigt Fig. 2a links die vierte, rechts die dritte Kiementasche mit dem Ectoderm in Berührung. Links sind fünfter und sechster Arterienbogen zu sehen, rechts liegt gerade ihre Vereinigung vor. Fig. 2b zeigt eine Ebene, die 40 μ hinter Fig. 2a liegt. Links markieren sich bereits die beiden hintersten Kiemenbögen als flache Erhabenheiten. Das Epithel der ventralen Pharynxwand ist links von der Mittellinie flach angeschnitten.

Wie die folgende Fig. c zeigt, fliesst diese Epithelmasse alsbald mit dem Epithel der dorsalen Wand zusammen. Ausserdem bemerkt man, dass auch das Mesoderm beiderseits einen zapfenförmigen Vorsprung bildet. Der kleinere, dorsale, gleicht dem lateral angrenzenden sechsten Kiemenbogen. Doch handelt es sich selbstverständlich nicht um einen siebenten Bogen; es liegt vielmehr hier die kraniale Spitze der Arythenoidwülste vor. Durch dieselben wird der in dorso-ventraler Richtung enge, dafür in transversaler Richtung breite Kiemendarm in einen Schlauch umgewandelt, dessen sagittaler Durchmesser doppelt so gross als der gleiche Durchmesser des Kiemendarms in der Höhe der dritten Tasche ist, während sein Lumen in transversaler Richtung nur eine sehr geringe Weite besitzt. Die Verbreiterung des Kiemendarmes in sagittaler Richtung äussert sich in einer Lageänderung seiner dorsalen wie ventralen Wand. Das wird durch den Vergleich der Figuren a und f gelehrt. Denn es ist in Fig. f die dorsale Wand des Spaltes, die zur dorsalen Wand des Oesophagus wird, näher an der Aorta, die ventrale Wand, welche zur ventralen Wand der Larynxanlage wird, weiter von jener entfernt als in Fig. a.

Da die Verschmälerung des Kiemendarmes durch die Arythenoidwülste im Bereiche der kaudalen Pharynxdivertikel erfolgt, so muss jenen Wülsten ein Einfluss auf die Gestalt der Divertikel zu kommen. Derselbe macht sich selbstverständlich vor allem an der medialen Partie derselben geltend, weil hier die Wülste unmittelbar an der Bildung der Wand der Divertikel beteiligt sind. Dieser Abschnitt wird durch die Spitze der Wülste scheinbar in einen Gang umgewandelt, wie dies in Fig. 2b links und in Figg. 2e und f rechts zu sehen ist. Da dieser Gang eine Verbindung des Schlundes mit den Kiementaschen bildet, will ich ihn Ductus pharyngo-branchialis nennen. Dass er in Wirklichkeit kein Gang ist, geht aus dem Modell (Textfig. 5) hervor, welches das hintere Pharynxdiverdikel der ventralen Wand des Kiemendarmes mit breiter Basis aufsitzend zeigt. Wie aber die folgenden Stadien lehren, entwickelt sich an dieser Stelle in der Tat ein Kanal, sodass es nicht unpassend ist, diese Stelle schon jetzt mit jenem Namen zu belegen.[1]

[1]) Der Ductus pharyngo-branchialis, ist homolog dem Stiele der lateralen Schilddrüsenanlage der Säugetiere. Vergl. darüber das auf S. 136 Referierte.

Was das Verhalten des Entoderms über dem fünften und sechsten Bogen betrifft, so lehren die Schnitte dass das Epithel des sechsten Bogens eine Höhe von 44, jenes über dem fünften Bogen eine Höhe von ca. 27 μ besitzt. Es hat demnach die Gestalt der Zylinderzellen, im Vergleich mit dem Embryo von vier Tagen 17 Stunden, keine Veränderung erfahren.

Ich glaube mit diesem Embryo die Beschreibung jenes Stadiums beendigen zu können, in welchem sechs deutliche Kiemenbogen ausgebildet sind. Die vier übrigen, noch nicht näher geschilderten Entenembryonen, welche ebenfalls sechs gut entwickelte Bögen besitzen, zeigen keine speziellen Eigentümlichkeiten. Ich kann daher zur Besprechung der Rück- und Umbildung der hinteren Taschen übergehen und komme damit zum Nachweise der branchialen Natur der Suprapericardialkörper.

Wie das Alter meiner Embryonen mit sechs Kiemenbögen ein sehr verschiedenes ist, so ist auch der Zeitpunkt der Rückbildung dieser letzteren schwankend. Stets aber findet man das späte Auftreten der kaudalen Taschen wie ihr spätes Verschwinden in einer allgemeinen Verzögerung der Entwicklung begründet. Es muss dies ausdrücklich betont werden, damit es berechtigt erscheint, wenn nach Besprechung eines Embryos von fünf Tagen 16 Stunden, nun ein solcher von fünf Tagen acht Stunden an die Reihe kommt, dessen kaudale Kiemenbögen sich in augenscheinlicher Rückbildung befinden. Ich bilde von diesem fünf Schnitte ab (Figg. 3a—e, Taf. XI), welche die linke Seite des Embryo betreffen. Der erste Schnitt zeigt die bis an das Ektoderm reichende vierte Tasche, ausserdem den fünften und vierten Aortenbogen und den Truncus arteriosus, welcher sich 60 μ kranialwärts in die Carotidenbögen teilt. Im folgenden Schnitt, Fig. 3b, werden in der dorsalen Wand des Pharynx, scheinbar der vierten Tasche angehörig, zwei kleine Höcker sichtbar, von denen der laterale etwas stärker als der mediale ausgeprägt ist. Dieselben sind in Fig. 3c höher, sodass man sie aus dem Vergleiche mit den Figuren 1 (Taf. IX) und 2 (Taf. X) als fünfte und sechste Kiemenbögen erkennen kann. Daraus ergibt sich auch, dass nur das laterale Ende der in Figg. 3a und b getroffenen weiten Schlundausbuchtung der vierten Tasche entspricht, während der medial davon gelegene Abschnitt jenes gemeinsame Pharynxdivertikel darstellt, das durch Zusammenfluss der Trichter aller

drei kaudalen Taschen entstanden gedacht werden muss. In Fig. 3c erscheint die vierte Tasche bereits durch den angeschnittenen fünften Bogen vom genannten Divertikel getrennt, in Figg. 3d und e ist nur mehr die kaudale Epithelwand der vierten Tasche getroffen. Die fünfte und sechste Tasche sind in Figg. 3c—e deutlich zu erkennen. An der letzten Figur ist auch ein fünfter und sechster Aortenbogen zu sehen, während der vierte an seinem Ursprung aus dem Truncus getroffen ist. Die Vereinigung von fünftem und sechstem Bogen zeigt Fig. 3d. An den weiter kranialwärts folgenden Schnitten ist nur ein Gefäss von gleicher Grösse und in derselben Lage wie das in Fig. 3e als sechster Arterienbogen bezeichnete vorhanden, das sich 320 μ vor dem in Fig. d abgebildeten Schnitt mit der Aortenwurzel vereinigt. Würde man den fünften Arterienbogen bloss in diesem Stadium kennen, so wäre man keinen Augenblick im Zweifel, dass er nur eine ganz untergeordnete Bedeutung besitzt Er entspringt als dünnes Rohr vom äusseren Umfang des Ursprungstrichters des sechsten Arterienbogens und mündet in denselben in der Gegend des fünften Kiemenbogenrestes ein. Trotzdem muss aus den S. 149 entwickelten Gründen daran festgehalten werden, dass von Fig. 3d an die dorsale Fortsetzung des sechsten Arterienbogens nicht von diesem, sondern vom fünften Bogen geliefert wird.

Nicht auf denselben, wohl aber auf einen Embryo von gleichem Entwicklungsgrad (Sch.-Stl. $8^1/_2$ mm) bezieht sich das in Textfig. 6 abgebildete Modell eines hinteren Pharynxabschnittes. Die Taschen ragen hier etwas weiter nach aussen vor als im Modell Textfig. 5. Ihr medialer Teil, der sie mit dem Schlunde verbindet, ist schmäler als dort. Fünfte und sechste Tasche sind nur mehr rechts (im Bilde links) — und auch hier nur undeutlich — gegen einander abgegrenzt. Links hingegen ist bloss eine einzige Verbreiterung an der Basis der vierten Tasche vorhanden. Diese Verbreiterung stellt die Anlage des ultimobranchialen Körpers dar.

Das Vorkommen einer einzigen Ausbuchtung statt zweier bildet bei den Embryonen dieses und des folgenden Entwicklungsstadiums die Regel. So hat sich das Aussehen der drei hinteren Taschen wesentlich geändert. Der Unterschied gegen früher wird noch dadurch erhöht, dass sich die vierte Tasche — wie bereits erwähnt — stark nach aussen entwickelt, sodass die folgenden

Taschen gegen sie noch mehr zurücktreten. Es erscheint daher der Komplex der kaudalen Taschen in diesem Stadium nicht mehr als weites Pharynxdivertikel, das in drei Zipfel ausläuft, sondern es gleicht einer vierten Tasche, die sich von der dritten nur dadurch unterscheidet, dass sich an ihrer ventralen Seite eine grosse, flache Ausbuchtung befindet. Von derselben Gestalt ist nach der Beschreibung mehrerer Autoren die vierte Tasche der Säugetiere, wenn die sogenannte laterale Schilddrüsenanlage auftritt. Wie dort dieses Organ aus einem medialen Divertikel der vierten Tasche hervorgeht, so

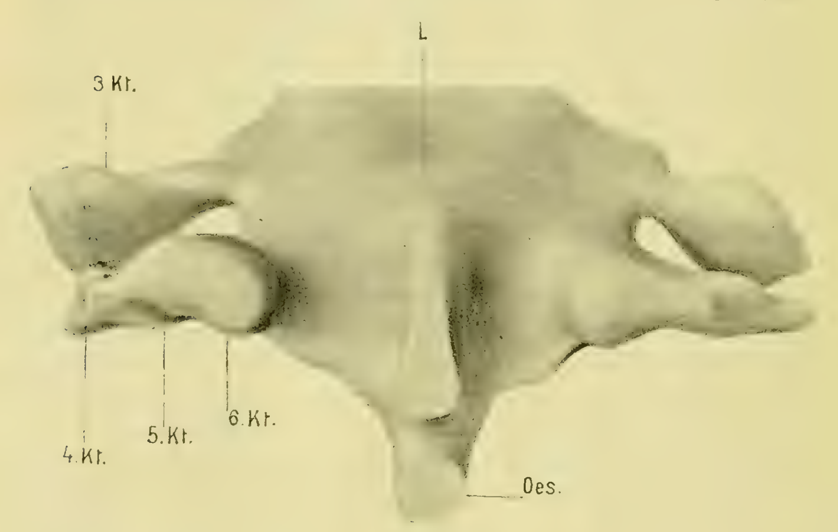


Fig. 6.
Modell der aboralen Partie des Kiemendarmes eines Entenembryos von 5 Tagen, 8 Stunden, 8½ mm Sch.-Stl. Ansicht der Ventralseite. Kt. = Kiementasche, L. = Larynxanlage, Oes. = Oesophagus.

entwickelt es sich auch bei den Vögeln aus jener Ausbuchtung. Nur die eine Frage ist schwer zu entscheiden, ob das Divertikel gleichmässig von beiden Taschen oder vorzugsweise nur von einer Tasche gebildet wird. Ich neige zur letzteren Auffassung und halte die sechste Tasche für jene, die den ganzen oder zu mindest den grössten Teil des ultimobranchialen Körpers bildet. Man kann dies schon aus der ungleichen Grösse der Taschen in Modell Textfig. 6, noch besser aber aus Schnitten weiter vorgeschrittener Stadien erschliessen. Ich verweise diesbezüglich

auf die in Taf. XI enthaltenen fünf Bilder, Figg. 4a—f, welche die drei letzten Kiementaschen der linken Seite eines Embryos von fünf Tagen 11 Stunden (10 mm N.-Stl.) zeigen.

Betrachten wir zunächst Fig. 4 a, so finden wir darauf den Zusammenhang des Komplexes der kaudalen Taschen mit dem Schlunde getroffen. Dieser Zusammenhang ist hier wie auf der anderen Seite nur an einem Schnitt zu sehen. So ist aus der noch in Fig. 3 a und b weiten Verbindung der kaudalen Taschen mit dem Pharynx ein enger Gang, der bereits erwähnte Ductus pharyngo-branchialis, geworden. Seine Bildung beruht teils darauf, dass die Arythenoidwülste oralwärts vorrückten[1], teils

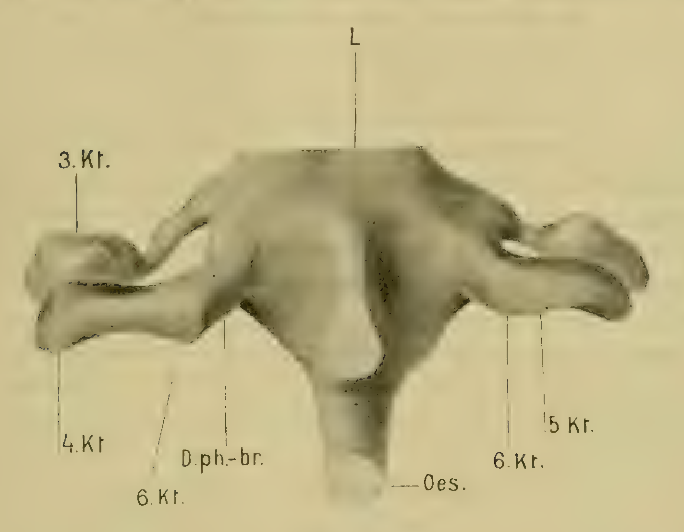


Fig. 7.

Modell der aboralen Partie des Kiemendarmes eines Entenembryos von 5 Tagen, 11 Stunden, 10 mm N.-Stl. D. ph.-br. = Ductus pharyngo-branchialis, Kt. = Kiementasche, L. = Larynxanlage, Oes. = Oesophagus.

darauf, dass die äusseren Enden der Kiementaschen nach rückwärts wanderten. Der Gang schlägt auf der abgebildeten Seite eine nach aussen und ventralwärts gekehrte Richtung ein, ohne die Transversalebene zu verlassen. Rechts hingegen zieht er zwar anfangs ebenfalls in einer Transversalebene nach aussen,

[1]) Der nähere Ablauf dieses Vorganges ist von Kallius (l. c.) genau beschrieben worden.

biegt aber hierauf kaudalwärts ab und besitzt in dieser Richtung eine Länge von 70 μ, ehe er die letzte Tasche aufnimmt.

Um diese Verhältnisse noch weiter klarstellen zu können, habe ich von diesem Stadium ein Modell angefertigt, das in Textfig. 7 abgebildet ist. Man ersieht aus demselben, dass ebenso wie der Komplex der kaudalen Taschen auch die dritte Tasche durch einen Gang mit dem Schlund verbunden ist. Vergleicht man die Fig. 7 mit den Abbildungen der jüngeren Kiementaschen, so ergibt sich ein auffallender Unterschied in der Gestalt der späteren und früheren Stadien. Ich will daher zwischen primären und sekundären Kiementaschen unterscheiden. Die primären Kiementaschen sind Ausbuchtungen des Schlundes, die, wie die Textfig. 1 und 2 lehren, überall die gleiche Weite besitzen und von gleichem Epithel überzogen werden. Die sekundären Kiementaschen sind nur der laterale Abschnitt der primären und allein der Mutterboden der Thymus und der Branchialdrüsen. Daraus ergibt sich die komplete Homologie von dritter und vierter sekundärer Kiementasche, während die Homologie von dritter und vierter primärer Kiementasche nicht so leicht zu konstruieren ist. Hier muss stets berücksichtigt werden, dass nicht allein jener laterale Zipfel des kaudalen Pharynxdivertikels, aus dem die sekundäre vierte Kiementasche hervorgeht, sondern auch ein Teil des gemeinsamen Hohlraumes, in welchen jener Zipfel mündet, der primären dritten Tasche entspricht.

Was die epitheliale Wand der sekundären dritten Tasche betrifft, so ist dieselbe an ihrer äusseren Seite stark verdickt. Auch von ihrer kranialen Fläche erhebt sich ein solider Zapfen. Der zugehörige Gang hat bereits seine Lichtung verloren, während dieselbe noch in der Tasche vorhanden ist. Der Ductus pharyngo-branchialis ist wesentlich weiter als der Gang, welcher zur dritten Tasche gehört. Es darf dies wohl darauf zurückgeführt werden, dass der erstere Gang dem medialen Abschnitt dreier primärer Taschen entspricht, während die dritte Tasche ihren eigenen Stiel besitzt.

Wie aus dem Modell und den Zeichnungen hervorgeht, setzt sich der Ductus pharyngo-branchialis weiterhin unter stumpfwinkliger Abknickung in querer Richtung nach aussen fort. Diese laterale Fortsetzung bildet die vierte Tasche. An der

Abknickungsstelle liegt die von der sechsten Tasche gebildete Ausbuchtung, deren Grenzen jedoch völlig unscharf sind, sodass es den Anschein hat, als ob sich der Gang direkt in die letzte Tasche fortsetzen würde.

Der schwierigste Punkt in der Beurteilung des vorliegenden Stadiums liegt in der Frage nach dem Maße der Teilnahme von fünfter und sechster Tasche an der Bildung des ultimobranchialen Körpers. Wie ich bereits oben bemerkte, glaube ich, dass die sechste Tasche bei diesem Prozesse die Hauptrolle spielt. Welche Region in Fig. 4 (Taf. XI) als solche zu bezeichnen ist, geht aus dem Vergleiche mit Fig. 3 hervor. In Fig. 3 d sind die beiden letzten Taschen, wie schon oben beschrieben wurde, gut zu unterscheiden. Die sechste liegt zwischen dem Arythenoidwulste und dem sechsten Bogen. Nun findet man in Fig. 4 a sowohl dorsal wie ventral die Spitze des Arythenoidwulstes getroffen. Nach aussen von ihm tritt an der dorsalen Schlundwand ein kleiner Höcker hervor, welcher auch auf allen folgenden Schnitten zu sehen ist. Mit Rücksicht auf seine Nachbarschaft zum Wulste kann er nur als sechster Kiemenbogen gedeutet werden. Der fünfte Bogen ist in Figg. 4 e und f zu sehen. Es liefert demnach das Epithel der sechsten Tasche den grösseren, das der fünften den kleineren Anteil an der Ausbuchtung, die der Gang an seinem Übergang in die vierte Tasche trägt. Dies ist auch am Modell nachweisbar, auf welchem sogar eine kleine Kerbe zwischen den beiden Taschen, entsprechend dem sechsten Bogen sichtbar ist.

Auf der linken Seite des Modells fehlt der kleine Höcker, welcher die fünfte Tasche repräsentiert. Man kann an den Präparaten bloss den rudimentären sechsten Bogen unterscheiden. Von der Spitze desselben spannt sich an einem Schnitt eine Epithelbrücke zur ventralen Schlundwand hinüber, welche das gleiche Aussehen, wie die in Fig. 4 d abgebildete besitzt und das flach angeschnittene Epithel des in der Tiefe der kaudalen Wand des Ganges gelegenen sechsten Bogens darstellt. Während aber in Fig. 4 d nach aussen von der erwähnten Brücke noch ein als 5. Kt. bezeichneter Hohlraum existiert, welcher wie die sechste Tasche einen Teil der Erweiterung bildet, die am Übergang des Ductus pharyngo-branchialis in die vierte Tasche gelegen ist, so fehlt auf der andern Seite dieser Hohlraum. Es setzt sich vielmehr die sechste Tasche unmittelbar in die vierte fort.

sodass wohl angenommen werden darf, dass die fünfte Tasche verstreicht. Die Grenze von vierter Tasche und ultimobranchialem Körper ist schon im Modell, Fig. 7, links, durch eine Einschnürung markiert. Dieselbe nimmt später zu und wandelt sich in einen kurzen Gang um, der die vierte Tasche mit der sechsten, d. h. mit dem ultimobranchialen Körper verbindet. Das Epithel der ehemaligen fünften Tasche dürfte sich an der Auskleidung dieses Ganges beteiligen.

Von einem etwas älteren Stadium als das beschriebene stammen die Fig. 5 a und b, Taf. XI. Sie zeigen Ursprung und Mündung des Ductus pharyngo-branchialis bei einem Embryo

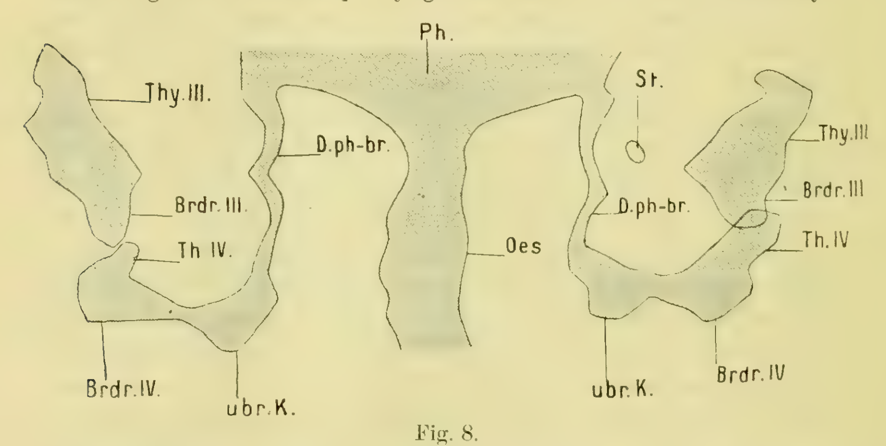


Fig. 8.

Rekonstruktion der aboralen Schlundregion in der Projektion auf die Frontalebene, bei 100facher Vergrösserung ausgeführt und auf 2/3 verkleinert. Entenembryo 6 Tage, 11 Stunden, 11 mm Sch.-Stl. Ph. = Pharynx, Oes. = Oesophagus, Thy. = Thymusanlage, Brdr. = Anlage der Branchialdrüse, ubr. K. = ultimobranchialer Körper, D. ph.-br. = Ductus pharyngo-branchialis, St. = Rest des Stieles der dritten Tasche.

von 6 Tagen, 3 Stunden, 10 mm N.-Stl. Die vierte Tasche besitzt an ihrer dorsalen und lateralen Umrahmung ein hohes, bisweilen geschichtetes Epithel. Ihr Lumen ist noch durchaus erhalten, ebenso das des Ganges. An der Stelle seines Überganges in die vierte Tasche liegt die weite Ausbuchtung des ultimobranchialen Körpers. — Ich habe dieses Stadium deshalb abgebildet, weil man aus Fig. 5 b vielleicht den Mechanismus der Ablösung des ultimobranchialen Körpers von der vierten Tasche, bezw. vom Gange, der ihn mit dieser verbindet, erschliessen

darf. Es scheint nämlich nach diesem Präparat, dass sich der Körper immer mehr nach hinten und dorsal entwickelt und dabei durch einen Mesodermhöcker, von dem es dahingestellt bleiben muss, ob er einem Reste des sechsten Bogens entspricht oder nicht, vom Gange abgetrennt wird. Später schliessen sich die Wände desselben vollkommen, während gleichzeitig auch der Ductus pharyngobranchialis immer stärker zurückgebildet wird. Doch noch bei Embryonen vom siebten Tage ist dieser letztere erhalten, wenngleich sein Lumen bereits geschwunden ist.

Ein solches Stadium ist in Textfig. 8 dargestellt. Es handelt sich um die Rekonstruktion von Pharynx und hinteren Taschen eines Embryo von 6 Tagen 8½ Stunden (12 mm Sch.-Stl.) projiziert auf die Frontalebene. Sie wurde wie die plastischen Modelle bei 100facher Vergrösserung ausgeführt und in der Zeichnung auf ⅔ verkleinert Die Wände der Taschen sind bereits so stark gewuchert, dass man — unter Zugrundelegung der Angaben Verduns betreffend die älteren Stadien — die Anlage der aus ihnen hervorgehenden Organe unterscheiden kann, wie aus der Figurenerklärung zu ersehen ist. Der Stiel der dritten Tasche links ist bereits vollkommen verschwunden, vom rechten Stiel ist nur mehr eine kleine solide Zellinsel erhalten. Wie in dieser fehlt das Lumen auch in der dritten und vierten Tasche. Nur mehr der ultimobranchiale Körper erscheint als Bläschen, welches am Übergang des Ganges in die Anlage der Branchialdrüse IV gelegen ist. So ist das Lumen der sechsten Tasche jenes, welches am längsten erhalten bleibt.

Das letzte Bild, welches ich mitteile (Fig. 6, Taf. XI), betrifft die Kiementaschenderivate eines Entenembryos von 7 Tagen 7 Stunden (11½ mm Sch.-Stl.). Der Schnitt war etwas schief geführt, sodass die rechte Seite mehr cranial als die linke getroffen ist. Daher sieht man rechts die Derivate der dritten, links die der vierten und sechsten Tasche. Im Gegensatz zu dem vorbeschriebenen jüngeren Embryo besitzen hier dritte und vierte Tasche noch eine Lichtung, doch ist ihre Wandung bereits stellenweise mehrschichtig und damit ihre weitere Umbildung eingeleitet. Die Thymusknospe III ist an ihrem hinteren Ende getroffen und erscheint deutlich als dorsale Wucherung der Wand. Der ultimobranchiale Körper besitzt das Aussehen eines Bläschens mit weitem Lumen. Die Zylinderzellen, die das Bläschen aus-

kleiden, liegen in einfacher Schicht und haben eine Höhe von ca. 36 μ, sind also nur um weniges niederer als in ihrer ersten Anlage. Der Körper hängt mit der sekundären vierten Tasche durch einen engen Gang zusammen, dessen Epithel — wie oben schon erwähnt wurde — dort, wo es an den ultimobranchialen Körper grenzt, vielleicht ehemals als Auskleidung der fünften Tasche fungierte.

Die Ableitung der ultimobranchialen Körper der Vögel aus bisher unbekannten sechsten Kiementaschen gestattet es, jene Organe bei den Amphibien und Reptilien einerseits, den Vögeln andererseits als durchaus homolog zu betrachten. Nur gegenüber den Selachiern und Dipnoern muss die Homologie als eine seriale bezeichnet werden, denn sie gehen hier, wie Greil (5, 6) fand, aus einem siebenten Kiemenspaltenpaare hervor. An Embryonen von Acanthias konnte dieser Autor nachweisen, dass die suprapericardialen Körper genau an der Stelle auftreten, „wo man bei Berücksichtigung der gegenseitigen Lagebeziehungen der vorhergehenden Schlundtaschen beziehungsweise Kiemenspalten die ventralen Enden der siebenten Taschen erwarten würde.“ Diese Taschen, die allen bisherigen Beobachtern entgangen waren, fand Greil in nur sehr geringer Längenausdehnung kaudal und medial von den sechsten Schlundspalten. Sie scheinen „durch die schon frühzeitig eintretende Erhebung der ventralen Wand des Kiemendarmes gehindert zu werden, weiter medialwärts vorzugreifen“. Daher kommen ihre ventralen Abschnitte nur dort zur Anlage, wo sie „durch die Ausbildung von Derivaten eine gewisse Beharrlichkeit erlangt haben.“ Auch bei Ceratodus F. entstehen die Suprapericardialkörper aus dem ventralen Ende der siebenten Schlundtasche.

Erst durch diesen Nachweis erlangte eine bereits seit 20 Jahren bestehende Hypothese Gewissheit. Denn schon im Jahre 1886 hatte van Bemmelen (36) die Vermutung ausgesprochen, dass die Suprapericardialkörper aus rudimentären siebenten Spalten hervorgehen dürften. Er äusserte sich folgendermaassen: „Aus der Stelle wo, und der Weise, wie sie sich bilden, schliesse ich, dass die Suprapericardialkörper Reste eines siebenten Kiemenspaltenpaares sind, welches das Ectoderm nicht mehr er-

reicht und das seine ursprüngliche Funktion verloren hat." Doch sprach van Bemmelen jenen Satz nicht ohne Vorbehalt aus und wies selbst auf die Verhältnisse von Chimaera hin, wo die sechste Schlundspalte verschwindet, ohne Derivate zu hinterlassen. Diese Bedenken wurden von Greil in sehr ansprechender Weise zerstört.

Weniger vorsichtig erscheint de Meuron, welcher die Hypothese van Bemmelens geradezu als erwiesen hinnimmt und auch die akzessorischen Schilddrüsen der höheren Wirbeltiere von siebenten Taschen ableitet. Wie aus der Literaturübersicht in der Einleitung dieser Arbeit hervorgeht, tut er dies, ohne mehr als vier Taschen bei den Vögeln aufgefunden zu haben. Wie er diese geringe Zahl angelegter Kiementaschen mit der Abkunft der ultimobranchialen Körper aus einem siebenten Taschenpaare vereinigen zu können glaubt, geht aus folgendem Passus hervor: „Les sixième et cinquième fentes branchiales finirent aussi par s'atrophier, mais sans subir de changement de fonction. Elles disparurent alors complètement sans laisser de traces. La portion du pharynx qui les portait se raccourcit de plus en plus et les restes modifiés de la septième fente branchiale se trouvèrent alors rapprochés de la dernière fente branchiale, c'est-à-dire de la quatrième chez les sauropsides et les mammifères."

Ähnlich spricht sich van Bemmelen in einer etwas später erschienenen Arbeit (38) aus. „Mit dem allmähligen Verschwinden der hinteren Kiementaschen hat sich deren Ursprungstelle (d. h. die Ursprungstelle der Suprapericardialkörper) immer mehr aboralwärts verlegt, aber stets ist sie an der hinteren Grenze der Branchialgegend geblieben." Damit will aber van Bemmelen nicht sagen, dass die Suprapericardialkörper jemals aus der Metamorphose echter Kiementaschen hervorgehen. Denn er schreibt an anderer Stelle: „Ich betrachte als solche (d. h. als Suprapericardialkörper) nur diejenigen Epithelderivate, welche nicht aus unzweifelhaften Kiementaschen, sondern medial und aboralwärts von diesen aus der ventralen Schlundwand hervorgehen".

Was die Beziehungen der ultimobranchialen Körper zu den sechsten Schlundtaschen bei den Amphibien betrifft, so haben darüber die bereits erwähnten Untersuchungen Greils volle Klarheit gebracht. Maurer (15) war zwar mit Eifer dafür eingetreten, dass dieses Organ sowohl bei Rana esculenta wie bei

Triton unabhängig von den Kiemenspalten auftrete, wenngleich es „genau an der Stelle erscheint, wo man eine sechste Schlundspalte erwarten sollte". Greil aber zeigte dem gegenüber nach Rekonstruktionen und an Schnitten, dass sich sowohl bei Bufo wie bei Rana und Hyla echte sechste Schlundtaschen entwickeln, wie sich aus ihren topischen Beziehungen zu den Nachbarorganen mit Sicherheit ergibt; und ferner, dass sich dieselben bei der ersteren Art ohne Rest zurückbilden, während bei Rana und Hyla aus ihrem ventralen Abschnitt der ultimobranchiale Körper hervorgeht. — Bei den Vögeln geht — wie wir sahen — die ganze sechste Tasche in den ultimobranchialen Körper über. Dieser Unterschied gegenüber den Amphibien lässt sich dadurch erklären, dass die sechste Tasche der Vögel mit Rücksicht auf ihre rudimentäre Anlage von vorneherein nur als ventrale Ausbuchtung des hinteren Pharynxdivertikels auftritt, wie aus den Modellen ersichtlich ist.

Wie ich bereits in der Einleitung hervorhob, hat — wie Greil bei den Amphibien — so Peter bei der Eidechse den Nachweis des genetischen Zusammenhanges von sechster Schlundtasche und suprapericardialem Körper erbracht. Mit Rücksicht auf die nahe Verwandtschaft von Vögeln und Reptilien sind mir die Angaben dieses letzteren Forschers von besonderer Wichtigkeit. Auch hier hatte Maurer (18, 19) nur vier Kiementaschen aufgefunden und die Angabe gemacht, dass der ultimobranchiale Körper hinter der vierten Tasche entstünde. Doch schon Rathke (31), Born (1), Orr (24) und van Bemmelen (39) hatten fünf[1]), Liessner (15) und Hoffmann (7) sechs Taschen gesehen. Die fünfte Tasche stellt sich nach Peter bald nach ihrer Anlage „nur wie ein Anhängsel der vierten dar, löst sich von Darm und Epidermis los und geht zugrunde, ohne Reste zu hinterlassen". Die sechste Tasche erscheint „gewöhnlich nur als knotenförmige Ausstülpung des kaudalen Schlunddarmes". Sie verschwindet auf der rechten Seite spurlos, auf der linken Seite hingegen wandelt sie sich in einen von hohem Epithel ausgekleideten Sack um, der mit dem Schlund zunächst in weiter

[1]) Auch G. Saint-Remy und A. Prenant (34) fanden bei Lacertiliern und Schlangen fünf Taschen. Bei letzterer Ordnung geht aus der fünften Tasche eine mächtige Thymus hervor. Das gleiche gibt auch von Bemmelen (39) an.

Verbindung steht und sich erst nach gänzlicher Rückbildung der sechsten Tasche von letzterem abschnürt. — Von Interesse ist auch der Vergleich meiner Befunde bei der Ente mit einer Angabe van Bemmelens (41), welche die Entwicklung der ultimobranchialen Körper bei den Schildkröten betrifft. In dieser Notiz heisst es: „Die vierte und fünfte Kiementasche entwickeln sich gemeinschaftlich mit den oben genannten Suprapericardialkörpern als Ausstülpungen aus einer lateralen, blinddarmförmigen Falte am Hinterende des Kiemendarmes (Recessus praecervicalis), ähnlich wie bei den Schlangen der Fall ist. Sie schnüren sich bald vollständig vom Kiemendarm ab und bilden auf diese Weise einen Komplex von drei miteinander zusammenhängenden Epithelbläschen." Setzen wir in diesem Satze statt „Suprapericardialkörper" „sechste Kiementasche", so liegt die Analogie in der Anlage derselben mit den Verhältnissen bei den Vögeln auf der Hand.

Bei den Säugetieren wurde, soweit ich sehe, bisher nur von Zimmermann und Tandler beim Menschen, sowie von H. Lehmann beim Schwein Andeutungen von fünften Kiementaschen beobachtet. Daher lautet der Lehrsatz allgemein, dass bei dieser Klasse nur vier Taschen angelegt werden. Trotzdem scheint es mir nicht unwahrscheinlich, dass günstige Entwicklungsstadien an günstigen Objekten zu einem gleichen Ergebnisse führen werden, wie es bei den Vögeln und Reptilien nunmehr gesichert vorliegt. Zu dieser Vermutung drängt mich die Durchsicht der Literatur, aus der hervorgeht, dass die ältere Angabe von Born (2), Fischelis (3), Kastschenko (11) etc., wonach sich die vierte Kiementasche in ihrer ganzen Ausdehnung zur lateralen Schilddrüsenanlage umbildet durchaus nicht unwidersprochen blieb. Die Mehrzahl der Autoren (Piersol [26], Prenant [27, 28], Soulié und Verdun [36], Verdun [42], Roud [33] u. v. a.) sehen vielmehr den Mutterboden dieser Organe in einem Divertikel der ventralen Wand der vierten Tasche. Und van Bemmelen (40) gibt sogar an, dass der ultimobranchiale Körper erst nach Ausbildung der vierten Tasche median von ihr, in Form einer Ausbuchtung der Schlundwand auftrete, „welche zu einem schlauchförmigen Körper mit dicker Epithelwand und deutlichem Lumen wird, an dessen lateraler Wand die eigentliche vierte Tasche als kleiner Anhang noch einige

Zeit sichtbar bleibt.“ Ebenso findet Maurer bei Echidna (20, 21) die Anlage des ultimobranchialen Körpers im jüngsten Stadium, das er zu untersuchen Gelegenheit hatte, als kleine Grube an der Mündung der vierten Tasche in den Schlund. Erst später bildet der Körper ein Divertikel der vierten Tasche selbst. Im Gegensatz hierzu behauptet Lewis (14) für das Kaninchen und das Schwein, dass zuerst der ultimobranchiale Körper auftritt und erst später die vierte Tasche erscheint. Eine solche zeitliche Verschiebung darf mit Rücksicht darauf, dass der ultimobranchiale Körper wahrscheinlich zu einem grossen Organ auswächst, während die vierte Tasche nur eine geringe Weiterentwicklung erfährt, nicht wundernehmen. Sie muss auf dasselbe Entwicklungsprinzip zurückgeführt werden, welches auch dem vorzeitigen Auftreten des sechsten Aortenbogens der Säuger zugrunde liegt.

Jedenfalls scheint die bei der Ente geschilderte innige Verschmelzung der kaudalen Taschen wie bei den Reptilien, so auch bei den Säugetieren zu bestehen, wenngleich der daraus hervorgehende Anhang des Schlundes bei diesen eine von den Verhältnissen bei den Sauropsiden abweichende Gestalt besitzt. Darum ist es wohl nicht allzu gewagt, wenn ich mit der Prophezeiung schliesse, dass auch die Herkunft der lateralen Schilddrüse der Säuger von einer noch hinter der vierten gelegenen Kiementasche, wie ja bereits von manchen Seiten vermutet wird, in absehbarer Zeit einwandsfrei nachgewiesen werden wird.

Literaturverzeichnis.

1. Born, G.: Eine frei hervorragende Anlage der vorderen Extremität bei Embryonen von Anguis fragilis. Zool. Anz., Bd. 6, 1883.
2. Derselbe: Über die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 22, 1883.
3. Fischelis, Ph.: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Gl. Thyreoidea und der Gl. Thymus. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 25, 1883.
4. Götte, A.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Darmkanals im Hühnchen. Tübingen 1867.
5. Greil, A.: Über die Anlage der Lungen, sowie der ultimobranchialen (postbranchialen, suprapericardialen) Körper bei anuren Amphibien. Anatom. Hefte, Bd. 29, 1905.

6. Derselbe: Über die Entstehung der Kiemendarmderivate von Ceratodus F., Verhandl. der anatom. Gesellsch. 1906.
7. Hoffmann, C. K.: Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Morphol. Jahrb., Bd. 11, 1886.
8. Derselbe: Reptilien. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 1890.
9. Kallius, E.: Beiträge zur Entwicklung der Zunge. I. Teil. Amphibien und Reptilien. Anat. Hefte, Bd. 16, 1901.
10. Derselbe: Beiträge zur Entwicklung der Zunge. II. Teil. Vögel. (Anas boschas L., Passer domesticus. 3. Melopsittacus undulatus.) Anatom. Hefte, Bd. 28, 1905 und Bd. 31, 1906.
11. Kastschenko, N.: Das Schicksal der embryonalen Schlundspalten bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 30, 1887.
12. Das Schlundspaltengebiet des Hühnchens. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1887.
13. Lehmann, H.: On the Embryonic History of the Aortic Arches in Mammals. Anat. Anz., Bd. 26, 1905.
14. Lewis, Fr. T.: The Fifth and Sixth Aortic Arches and the related Pharyngeol Pouches in the Rabbit and Pig. Anat. Anz., Bd. 28, 1906.
15. Liessner, E.: Ein Beitrag zur Kenntnis der Kiemenspalten und ihrer Anlagen bei amnioten Wirbeltieren. Morph. Jahrb., Bd. 13, 1888.
16. Mall, F. P.: Entwicklung der Branchialbogen und -Spalten des Hühnchens. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1887.
17. Maurer, Fr.: Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. 13, 1888.
18. Derselbe: Die Derivate der Schlundspalten bei der Eidechse. Verhandl. der anat. Gesellsch., 1898.
19. Derselbe: Die Schilddrüse, Thymus und andere Schlundspaltenderivate bei der Eidechse. Morph. Jahrb., Bd. 27, 1899.
20. Derselbe: Die Schlundspaltenderivate von Echidna. Verhandl. d. anat. Gesellsch., 1899.
21. Derselbe: Schilddrüse, Thymus und sonstige Schlundspaltenderivate bei Echidna und ihre Beziehungen zu den gleichen Organen bei anderen Wirbeltieren. Zool. Forschungsreise in Australien und dem malayischen Archipel, Bd. III; II.: I. Teil, Jena 1897—1900.
22. Derselbe: Die Entwicklung des Darmsystems. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Herausgegeben von O. Hertwig. II, 2. Kap.
23. de Meuron, P.: Recherches sur le développement du thymus et de la glande thyroide. Recueil zool. Suisse, T. 3, 1886.
24. Orr, H.: Contributions to the Embryology of the Lizard. Journal of Morphol., Vol. 1, 1887.
25. Peter, K.: Mitteilungen zur Entwicklungsgeschichte der Eidechse. II. Die Schlundspalten in ihrer Anlage und Bedeutung.
26. Piersol, G.: Über die Entwicklung der embryonalen Schlundspalten und ihrer Derivate bei Säugetieren. Zeitschr. f. wiss. Zool., B. 47, 1888.

27. Prenant, A.: Annotations sur le développement du tube digestif chez les mammifères. Journal de l'anat. et de la phys. etc., V. 27, 1891.
28. Derselbe: Contribution à l'étude du développement organique et historique du thymus, de la glande thyroide et de la glande carotidienne. La Cellule, T. X, 1894.
29. Derselbe: Les dérivés branchiaux chez l'orvet. Arch. de physiol. norm. et pathol., 28. année, 1896.
30. Derselbe: Sur les dérivés branchiaux chez les reptiles. Bibl. anat., T. VI, 1898.
31. Rathke, H.: Die Entwicklungsgeschichte der Schildkröten. Braunschweig 1848.
32. Remak, R.: Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. Berlin 1855.
33. Roud, A.: Contribution à l'étude de l'origine et de l'évolution de la thyroide latérale et du thymus chez le campagnol. Bull. d. l. Société Vandoise de Sciences naturelles, V. XXXVI, 1900.
34. Saint-Remy, G. et Prenant, A.: Recherches sur le développement des dérivés branchiaux chez les Sauriens, et les Ophidiens. Arch. de biologie, T. XX, 1904.
35. Seessel, A.: Zur Entwicklungsgeschichte des Vorderdarms. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1877.
36. Soulié, A. et Verdun, P.: Sur les premiers développements de la glande thyroide, du thymus et des glandes satellites de la thyroide chez le lapin et chez la taupe. Journ. de l'anat. et de la physiol. etc., V. XXXIII, 1897.
37. Tandler, J.: Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfarterien bei den Mammalia. Morphol. Jahrb., Bd. 30, 1902.
38. Van Bemmelen, J. F.: Über vermutliche rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern. Mitteil. aus der zool. Station zu Neapel, Bd. VI, 1886.
39. Derselbe: Die Visceraltaschen und Aortenbogen bei Reptilien und Vögeln. Zool. Anz., Bd. 9, 1886.
40. Derselbe: Über die Suprapericardialkörper. Anat. Anz., Bd. 4, 1889.
41. Derselbe: Über die Entwicklung der Kiementaschen und der Aortabogen bei den Seeschildkröten, untersucht an Embryonen von Chelonia viridis. Anat. Anz., Bd. 8, 1893.
42. Verdun, P.: Dérivés branchiaux chez les vertébrés supérieurs. Toulouse 1898.
43. Wölfer, A.: Über die Entwicklung und den Bau der Schilddrüse. Berlin 1880.
44. Zimmermann, W.: Über die Kiemenarterienbogen des Menschen. Verhandlungen d. X. intern. med. Kongresses, Berlin 1889.
45. Derselbe: Über einen zwischen Aorten- und Pulmonalbogen gelegenen Kiemenarterienbogen beim Kaninchen. Anat. Anz., Bd. 4, 1889.
46. Zuckerkandl, E.: Die Entwicklung der Schilddrüse und der Thymus bei der Ratte. Anat. Hefte, Bd. 21, 1902.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel X—XII.

Bezeichnungen.

Ab.	= Arterienbogen.	Kb.	= Kiemenbogen.
Ao.	= Aorta.	ä. Kf.	= äussere Kiemenfurche.
Arw.	= Arythenoidwulst.	Kt.	= Kiementasche.
AW.	= Aortenwurzel.	N. v.	= Nervus vagus.
C. d.	= Carotis dorsalis.	Oes.	= Oesophagus.
Ch.	= Chorda.	Ph.	= Pharynx.
C. v.	= Carotis ventralis.	Th.	= Thyroidea.
D. C.	= Ductus Cuvieri.	Thy.	= Thymusanlage.
D. ph.-br.	= Ductus pharyngo-branchialis.	Tr.	= Trachea.
		Tr. a.	= Truncus arteriosus.
G. j.	= Ganglion jugulare.	ubr. K.	= ultimobranchialer Körper.
G. s.	= Ganglion sympathicum.	V. j.	= Vena jugularis.

Fig. 1 a—m. Schnittserie durch die Region der Kiementaschen eines Entenembryos von 4 Tagen, 23 Stunden, 7 ½ mm N.-Stl. Vergr. 33.

Fig. 2 a—f. Schnittserie durch die Region der Kiementaschen eines Entenembryo von 5 Tagen, 16 Stunden, 8 mm N.-Stl. (= Sch.-Stl). Vergr. 45.

Fig. 3 a—e. Schnittserie durch das kaudale Pharynxdivertikel eines Entenembryo von 5 Tagen, 3 Stunden, 7 mm N.-Stl (stark gekrümmt). Vergr. 40.

Fig. 4 a—f. Schnittserie durch das kaudale Pharynxdivertikel eines Entenembryo xon 5 Tagen, 11 Stunden, 10 mm N.-St. Vergr. 40.

Fig. 5 a u. b. Zwei Schnitte durch die vierte Tasche und den ultimobranchialen Körper eines Entenembryo von 6 Tagen, 3 Stunden, 10 ½ mm N.-Stl. Vergr. 40.

Fig. 6. Querschnitt durch die Halsregion eines Embryo von 7 Tagen, 7 Stunden, 11 mm Sch.-Stl. Vergr. 40.

Erwiderung auf „Berichtigendes" von Růžička.[1]

Von

Dr. **Emanuel Mencl** (Prag).

In dem letzten Hefte (IV.) des achtundsechzigsten Bandes dieses Archivs finde ich eine „Berichtigung" von Růžička, die meine bereits im Jahre 1902 (!) veröffentlichte Arbeit „Einige Bemerkungen zur Histologie des elektrischen Lappens bei Torpedo marmorata" betrifft Růžička hat sich erst nach meiner direkten Aufforderung auf diese einzig kompetente Stelle geflüchtet, indem er es früher in politischen Zeitungen versucht hatte, meine Arbeiten herabzusetzen.

Dass Růžička in meiner oben erwähnten Arbeit erst jetzt — also nach fünf Jahren — etwas Unrichtiges aufgefunden hat, dieser Umstand, glaube ich, dient meiner Arbeit nur zur Ehre und ist auf Grund von gewissen unlängst sich abgespielt habenden Ereignissen, in welchen Růžička fremden Einflüssen folgte, erklärlich. Über diese Sachen zu reden gehört jedoch nicht in eine streng wissenschaftliche Zeitschrift, wie diese es ist.

Zu Růžička's Berichtigung selbst folgendes:

1. Schon das Wort „ebenfalls" in meinem Texte zeigt, dass ich hier meine Erfahrungen mit fremden (denen von Garten) verglichen habe. Es kann hier also bei keinem unbefangenen Leser ein falscher „Eindruck" entstehen. Übrigens muss jedem Anfänger in der Neurohistologie klar sein, dass es sich dabei um keine „Entdeckung" handelt, die einer „Berichtigung" wert wäre. Über die Relationen zwischen Ganglienzellen und Kapillaren besitzen wir eine Arbeit von Sala (Anat. Anz. XXV.) Dieser Autor zitiert die „Entdeckung" Růžičkas überhaupt nicht — gewiss nicht ohne Grund!
2. Es ist wahr, dass ich das Netz, von welchem ich damals gesprochen habe, und das ich abgebildet habe wirklich gesehen habe und dass ich auf dasselbe aufmerksam gemacht habe. Es ist aber nicht wahr, dass Růžička das Netz „entdeckte". Es ist aus seiner eigenen Tafel

[1]) S. dieses Archiv. Bd. 68.

klar zu erkennen, dass er etwas als „Netz" bezeichnet, was – natürlich die Genauigkeit seiner Abbildungen vorausgesetzt — in Wirklichkeit ein Filzwerk oder Flechtwerk — also keine neue Erscheinung im Centralnervensystem ist. Wenn er es doch als Netz bezeichnet, so könnte gegen diese Anschauungsweise auch die Qualität seiner Präparate ins Feld geführt werden. Ich führe über diese einige Urteile von Fachgenossen an. Joseph sagt (Arbeit. a. d. zool. Inst. Wien 1902): „Es ist eigentlich über diese (Růžičkas) Arbeit kein Wort zu verlieren. Wer die Abbildungen von Růžička ansieht, muss zugeben,[1]) **dass es sich um die gröbsten Artefakte handeln muss.**[2]) Diese ungeheueren Schrumpfungen der Ganglienzellen und die daraus resultirenden abenteuerlichen Gestalten können unmöglich den Anspruch berechtigt erscheinen lassen, einen Fortschritt gegen ältere Beschreibungen . . . . . zu bedeuten. . . . Auch die Färbung mit Eisenhämatoxylin ergibt in solchen Fällen ganz undefinirbare, im höchsten Grade misstrauenerweckende Bilder, **auf die kein auch nur halbwegs geübter Mikroskopiker hineinfallen wird.**[2])

Diese Kritik erscheint ganz und gar berechtigt, wenn man Růžičkas eigene Worte liest (l. c., p. 505). Es heisst dort:

„Die besten (!) Resultate werden erreicht' . . . . hier folgt die Methode . . . . „Auf diese Weise erhält man prachtvolle Bilder (!!), bei denen freilich die feinere Struktur der Zellleiber und des umgebenden Gewebes vermischt sind."[1])

Also nicht nur die Zellen, sondern auch das umgebende Gewebe erscheint „freilich" verwischt — also Alles! Und das sind seine „besten Resultate"! Ablehnend über die von Růžička beschriebenen Netzstrukturen äussern sich auch Meves und Weidenreich.

[1]) von mir gesperrt.

[2]) von Joseph gesperrt.

3. In meiner inkriminirten Arbeit habe ich Růžičkas Anastomosen für falsch erklärt. Růžička liefert selbst klare Beweise dafür: seine Figur 19 ist eine unterbrochene Anastomose; Fig. 20, 21, entweder Vorüberlaufen der Ausläufer an einer Zelle oder entschiedene Kreuzung der Ausläufer.

Im Grossen und Ganzen werden die Arbeiten Růžičkas in der Literatur auch verdienterweise behandelt. Sie werden entweder verurteilt (Joseph, Obersteiner, Meves, Athias, Weidenreich, Krompecher, ich u. A.) oder einfach mit Schweigen übergangen, sogar in sonst erschöpfenden Literaturübersichten, (wie bei Bethe, Cajal, Van Gehuchten, Pugnat, Prenant, Joris, Held, Nageotte). Dies mag genügen, um die Berechtigung Růžičkas zu seiner Reklamation in das rechte Licht zu stellen.[1])

Prag, den 18. Oktober 1906.

[1]) Die Redaktion erachtet hiermit die zwischen den Herren Mencl und Růžička schwebende Angelegenheit, soweit sie das Archiv für mikr. Anat. und Entw. betrifft, für erledigt.

Zur Behandlung von Celloidinserienschnitten.

Von

Prof. Dr. **Jno Kubo,** Fukuoka, Japan.

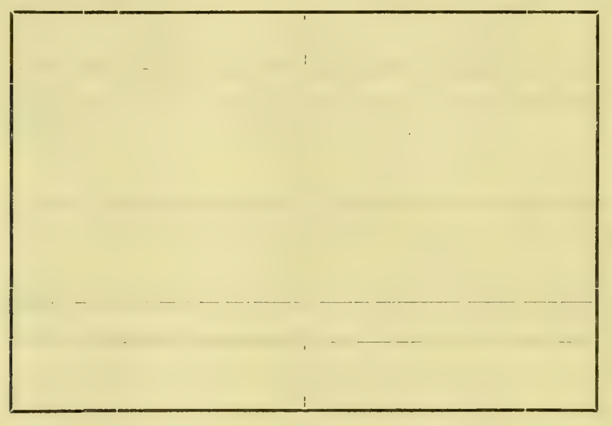
Hierzu 1 Textfigur.

Die Ordnung, Fixierung und Färbung von Celloidinserienschnitten ist schwieriger als die von Paraffinserienschnitten; aber man ist doch gezwungen gewisse Präparate, wie Knochenpräparate, grosse Gewebstücke oder nicht zusammenhängende Stücke in Celloidin zu betten. Es sind schon verschiedene Verfahren zur Erzielung guter Serien angegeben worden, die ich bei mikroskopischen Untersuchungen von Oberkieferknochen probierte, von denen mich aber keine recht befriedigte. Das Verfahren muss möglichst einfach aber sicher sein. Viele Objektträger müssen auf einmal behandelt werden können. Wenn die Schnitte zwischen zwei Membranen: Collodium, Celloidin oder Photoxylin eingeschlossen werden, färben sie sich nicht gut, und es entfärben sich die die Schnitte einschliessenden Membranen nur sehr schwer. Ich verzichte darauf die bisherigen Herstellungsweisen[1]) hier einzeln zu kritisieren. Ich werde nur mein Verfahren beschreiben und einige Winke für die Behandlung von Serienschnitten überhaupt angeben. Es handelt sich hier um nicht gefärbte Präparate.

Ich empfehle folgendes: Man bewahrt die Schnitte in Serien, vermittelst einer Anzahl numerierter Fliesspapierscheibchen, beliebige Zeit in einem mit Alkohol leicht befeuchteten Glasbehälter auf. Professor Siebenmann hat empfohlen jede Gruppe in einem zylindrischen Gefässe aufzubewahren, dessen Kaliber dem Diameter der Papierscheiben entspricht. Ich finde es aber für die spätere Behandlung viel bequemer die Papierscheiben mit den Schnitten einfach mit einem andern Stück Papier zu umwickeln, eventuell mit einer feinen Schnur zu binden, und so in ein Glasgefäss beliebiger Grösse einzulegen, als sie in einem tiefen engen Gefässe aufzuschichten, besonders wenn man später beliebige Schnitte herausnehmen will.

[1]) Nähere Literaturangaben sind in der „Encyklopädie d. mikrosk. Technik“, sowie in der „Zeitschr. f. wissenschaftl. Mikroskopie“ nachzusehen.

Die zu verwendenden Objektträger werden zuvörderst mittelst Diamantstifts oder japanischer Tusche numeriert und dann auf einer Seite mit einer dünnen Schicht Celloidin versehen. Um eine ganz dünne, aber gleichmässige und nicht leicht lösbare Celloidinschicht auf dem Glase zu erhalten, müssen zuerst die Objektträger mit Alkohol absol. und Aether gründlich gereinigt werden, dann giesse man ganz dünne Celloidinlösung darauf, welche durch Hin- und Herneigen des Objektträgers leicht über die ganze Fläche fliesst. Wenn diese erste Schicht völlig getrocknet ist, giesse ich eine zweite und dritte dünne Schicht darüber, so



Orientierungs-Unterlage aus dickem Papier oder Glas mit vorgezeichneten Linien für die Anordnung von Schnittserien. Nat. Grösse. Die feineren Linien entsprechen der Grösse von Deckgläsern oder kleineren Objektträgern.

entsteht dann eine gleichmässig dünne, brauchbare Celloidinschicht auf den Objektträgern, die in diesem Zustande samt der auf ihnen befindlichen Schicht, beliebig lange aufbewahrt werden können.

Um die Serienschnitte von der Papierscheibe abzuheben und die etwa vorhandenen Falten zu entfernen taucht man jeden Schnitt samt der Papierscheibe in Wasser. Der in Alkohol gewesene Schnitt schwimmt völlig ausgebreitet auf dem Wasser. Mit einem Spatel überträgt man denselben auf einen der mit der Celloidinmembran versehenen Objektträger, welcher vorher mit destilliertem Wasser bepinselt werden muss, und ordnet die auf einen und denselben Objektträger gebrachten Schnitte. Hierin

liegt der Vorteil meines Verfahrens; da das Wasser nicht leicht verdunstet, so hat man genügend Zeit, viele Schnitte auf einem Objektträger in Reih' und Glied zu bringen, während Alkohol zu schnell verdunstet. Um die Schnitte genau ordnen zu können habe ich eine Unterlage (Textfig.) mit Kreuzzeichen in regelmässigen Abständen unter den Objektträger gebracht, auf der auch die Umrisse der Objektträger und Deckgläser verschiedener Grösse angegeben sind. Wenn die Schnitte fertig geordnet sind, saugt man das Wasser vorsichtig durch Fliesspapier auf oder lässt es abtropfen. Man drückt sodann mit zwei- oder vierfach gefalteten Papierstreifen auf die Schnitte, um sie fest an der Celloidinschicht haften zu machen. Um das Festkleben der Schnitte zu sichern, taucht man dann die Objektträger in Alkohol allmählich steigernder Konzentration, (80%, 90%, 96%, 98%) drückt jedesmal mit mehrschichtigem Fliesspapierstreifen darauf und bringt zuletzt mit einem Pinsel ein wenig Aether über die ganze mit den Schnitten belegte Fläche. Am sichersten ist es sämtliche sich berührenden Grenzen der an einander gereihten Schnitte mit Aether zu bestreichen.

Durch diese Aetherbefeuchtung werden die einzelnen Schnitte so zu sagen in eine zusammenhängende Celloidinmembran umgewandelt und sicher auf dem Objektträger befestigt.

Nach leichtem Trocknen kann man nunmehr die Schnitte samt ihren Objektträgern in die Färbeflüssigkeit bringen oder sie in 80% Alkohol so lange aufbewahren bis man zum Färben Zeit hat.

Die Aetherbefeuchtung — man kann dem Aether auch etwas absoluten Alkohol zusetzen — hat sich mir als das Beste erwiesen; sie verkittet die Schnitte schnell und sicher und stört weder die Färbung noch die Entfärbung.

Das Ankleben der Schnitte auf dem Objektträger nach meinem Verfahren ist so fest, dass ich die in Hämatoxylin gefärbten Schnitte nach Entfärbung mit Salzsäure - Alkohol in Ammoniakwasser neutralisieren konnte, welches der Hämatoxylinfarbe einen schönen blauen Ton gibt, aber die bloss in einer alkoholischen Lösung gewesenen Schnitte leicht von den Objektträgern abhebt. Die Schnitte werden zur Sicherheit in Alkohol allmählich abgeschwächter Konzentration getaucht, bevor man sie in's Wasser bringt.

Wenn die Entfärbung und Differenzierung der Hämatoxylinfarbe glatt erfolgt gibt es keine Schwierigkeiten mehr in der Behandlung. Wenn die zusammenhängenden Schnitte sich vom Objektträger ablösen sollten, müssen sie gesondert weiter behandelt werden. Nur ist zu beachten, dass man die Präparate beim Entwässern nicht lange in absolutem Alkohol lässt, weil die verkitteten Schnitte hier wieder getrennt werden können. Die Aufhellung lässt sich gut in Carbolxylol bewirken.

Die Übertragung der Objektträger muss sehr vorsichtig geschehen, und wird am besten mit einem rippenartigen Glasgestelle ausgeführt, welches eine Anzahl Einschnitte für die Aufnahme von Präparaten hat. Als Färbetrog benutze ich einfache viereckige (ca. 12×6×4 cm) Glasschalen mit Deckel. Man muss ungefähr 10 Stück solcher Färbetroge für Farblösungen, Alkohol, Carbolxylol, Aq. destill. etc. bereit haben, um die Übertragung der gesamten Objektträger leicht und rasch vornehmen zu können.

Aus dem Zoologischen Institute der k. k. Deutschen Universität in Prag.

Zur Lichtentwicklung in den Photosphärien der Euphausien.

Von

Dr. **Emanuel Trojan,**

Assistenten am Zoologischen Institute der k. k. Deutschen Universität in Prag.

Hierzu 2 Textfiguren.

Im April 1906 hatte ich an der Zoologischen Station in Neapel während meines Aufenthaltes, den ich der Munifizenz der Gesellschaft zur Förderung Deutscher Wissenschaft, Kunst und Literatur in Böhmen verdanke, Gelegenheit, einen leuchtenden Schizopoden, Nyctiphanes Conchii in lebendem Zustande zu untersuchen. Da die Frage bezüglich der Lichtentwicklung in den Leuchtorganen des Tieres an lebenden Exemplaren nicht endgültig entschieden werden konnte, konservierte ich einiges Material. Die Bearbeitung desselben erfolgte im Zoologischen Institute der k. k. Deutschen Universität in Prag.

Historischer Überblick.

Unter den bis jetzt bekannten leuchtenden Krustern nehmen entschieden die Euphausien hinsichtlich des Baues ihrer Leuchtorgane den ersten Rang ein. Die Tatsache, dass diese Tiere Licht entwickeln, ist seit langem bekannt. Die erste sichere Angabe hierüber, abgesehen von dem schon viel früher bekannten, durch Sir Banks im 18. Jahrhundert gelegentlich seiner Weltumseglung entdeckten Leuchtvermögen mancher Schizopoden (wahrscheinlich auch Euphausien), finden wir bei Dana (1852, S. 644) betreffend Euphausia splendens. Er schreibt: „Several individuals were observed to emit light, and it was seen to come from the anterior part of the cephalothorax. The light was intense and had a greenish tinge“. Das Verdienst, den genauen Entstehungsort jenes Lichtes gefunden zu haben, gebührt aber erst Murray und Sars (1885, S. 70—72). Sars, der die Schizopoden der Challenger-Expedition bearbeitete, beschrieb als

erster an den Euphausien die „luminous globules“, dieselben Organe, die vor ihm ein einziger Forscher, nämlich Claus (1863, S. 422) untersucht hatte. Claus sah in den vermeintlichen Organen accessorische Augen und folgte darin der Ansicht Danas und Sempers (1862, S. 100); offenbar stand ihm nur totes Material zur Verfügung. Der Irrtum ist in diesem Falle verzeihlich, dazumal, wie Sars schon meint, der Bau dieser Leuchtorgane eine grosse Ähnlichkeit mit den Augen der Vertebraten hat. Weniger einleuchtend ist die Auffassung Kroyers (1859, S. 294), der sie für Gehörorgane hielt. Übrigens weichen Claus und Sars nur bezüglich der Funktion der in Rede stehenden Organe voneinander ab, in der Beschreibung des anatomischen Baues derselben stimmen sie sonst überein. Beide finden, dass die Organe in kugeligen Auftreibungen der Körperdecke liegen, einen glänzenden Ring mit einer regelrechten Linse in der Mitte, dahinter, ungefähr im Zentrum des Organes, einen glänzenden aus zahlreichen Stäbchen bestehenden Körper, der in einer Zellmasse eingebettet ist, unterscheiden lassen. Diese ruht ihrerseits in einem halbkugeligen, vorne geöffneten Becher, dessen Aussenseite lebhaft rot pigmentiert ist, sodass die Organe trotz ihrer kleinen Dimension am Körper des Tieres leicht erkenntlich sind. Diese Beschreibung gilt nach Claus für die thorakalen und abdominalen Leuchtorgane. Sars brachte es weiter, indem er erkannte, dass die Euphausien auch am Kopfe Leuchtorgane besitzen, die der Linse entbehren und sich auch sonst in der Form von den thorakalen und abdominalen wohl unterscheiden. Claus waren allerdings diese Organe keineswegs entgangen, denn bei dem Studium der Entwicklung von Euphausia (1863, S. 451) schreibt er wohl, dass er hinter den Augen anfangs „ein Bündel eigentümlich glänzender und eng aneinander liegender Stäbe“ gesehen habe. Und von einem vorgeschrittenen Stadium lesen wir (l. c.): „Das bereits erwähnte Stäbchenbündel, dessen Axe zu der Längsaxe des Auges rechtwinklig nach unten gekehrt ist, liegt in orangegelbem Pigment von einem Rahmen umgeben, dessen Spitze wahrscheinlich zum Eintritte der Blutflüssigkeit durchbrochen ist“. Trotz der grossen Ähnlichkeit, die diese Organe mit denen des Rumpfes zeigen, erkannte er sie als solche nicht und wusste daher über ihre Funktion noch weniger zu sagen, als über die jener, die er wenigstens als accessorische

Augen ansah. Metschnikow (1869, S. 480), der die jüngsten Larvenstadien von Euphausien untersuchte, meinte, dass die von Claus beschriebenen, den Augen angehörenden Apparate „Nervenbüschel“ seien. Murray (1885, Vol. I, S. 743) hat indessen auch diese Organe leuchten gesehen und Sars (l. c.) mit Recht unter die „luminous globules“ eingereiht und als solche beschrieben.

Besondere Beachtung an den Leuchtorganen verdient nach seiner Meinung der „fibrous fascicle, lying in the centre of the globular corpuscle“, denn er ist der Sitz des Lichtes. Wird er aus dem Zusammenhange des Organes gebracht, so leuchtet er eine Zeit lang weiter.

Es muss einen wundernehmen, dass, nachdem die Leuchtfunktion der Organe durch Murray und Sars erwiesen worden war, Patten im Jahre 1886 nach seinen Untersuchungen über die Augen der Arthropoden sich der alten Ansicht anschloss und die Leuchtorgane als Augen deutete. Ja vielmehr, ihm genügt es nicht mehr, sie Nebenaugen zu nennen, es sollen tatsächlich echte Augen sein, wie sie anderen Vertebraten zukommen. Dabei beschreibt er den Bau der Organe gar nicht eingehend und stellt überdies die einzelnen Teile ganz in den Dienst des Gesichtssinnes.

Diese irrige Auffassung seitens Patten wurde durch Paul Mayer und Wilh. Giesbrecht widerlegt. Da es ihnen geglückt war, noch bevor Pattens Arbeit erschien, eine lebende Euphausie leuchten zu sehen, fügten sie seiner Publikation eine Anmerkung bei (1886, S. 738), in welcher die Angaben Sars eine Bestätigung erfahren.

Nicht anders handeln konnten Vallentin und Cunningham (1888), die den Schizopoden Nyctiphanes norvegica untersuchten. Diese Art besitzt auch Leuchtorgane, die den von Sars beschriebenen gleichen. Beide Autoren haben sie leuchten gesehen. Bezüglich des Sitzes der Lichtentwicklung in den Photosphärien aber sind sie einer anderen Meinung als Sars. Nicht die „fibrillar mass“ („fibrous fascicle“ nach Sars) soll der Lichterzeuger sein, sondern jener äusserste, halbkugelige, auf seiner Aussenseite rot pigmentierte Becher, dem sie den Namen „Reflektor“ geben. Ich glaube, dass diese Bezeichnung für die Vertretung der obigen Ansicht nicht zutreffend ist, denn niemals denkt man bei diesem Namen an die Selbsterzeugung des Lichtes, sondern nur an ein

Zurückwerfen des bereits vorhandenen. Immerhin traten diese beiden Autoren mit einer Ansicht auf, die seitdem nicht unberücksichtigt geblieben ist. Die Forscher, die sich mit den Leuchtorganen der Euphausien beschäftigten, teilten sich in zwei Lager: die einen — Sars, Chun (1896) und Giesbrecht (1896) — hielten den Streifenkörper (fibrous fascicle), die anderen — Vallentin und Cunningham — den Reflektor für die Lichtquelle. Die Entscheidung, auf wessen Seite das Recht steht, ist noch nicht gefallen. Die vorliegende Mitteilung soll aber ein neues Licht auf die Sachlage werfen und uns der richtigen Beurteilung näher bringen.

Die Leuchtorgane von Nyctiphanes Conchii.

Der Bau der Leuchtorgane der Euphausien ist in vortrefflicher Weise bereits von Chun (1896) geschildert worden. Meine diesbezüglichen Befunde an Nyctiphanes Conchii bestätigen, abgesehen von einigen Abweichungen, im grossen und ganzen die seinen.

Ich beginne mit den thorakalen, bezw. abdominalen Leuchtorganen. Es ist geboten, beide Arten unter einem zusammenzufassen, da sie dem inneren Baue nach vollkommen miteinander übereinstimmen. Dagegen müssen sie von denen des Kopfes wohl unterschieden werden. Es liegt je ein Paar am Grunde des zweiten und siebenten Thorakalfusspaares und vier unpaare ventral in der Mitte der vier ersten Abdominalsegmente, wie es bei den übrigen Angehörigen der Gattung Euphausia, Benteuphausia und Stilocheiron ausgenommen, der Fall ist. Diese, ihrer Form nach halbkugeligen Gebilde, haben verschiedene Grösse. Bei den thorakalen misst der grösste Breitendurchmesser 0,22 mm, der grösste Höhendurchmesser 0,2 mm; an den abdominalen ergibt die analoge Messung 0,15 mm und 0,16 mm. Chun machte bereits auf die leichte Beweglichkeit der Organe, die er für den Bau des Tiefenauges und für das Sehen in grossen Tiefen zu verwerten wusste, aufmerksam. Es ist unschwer, seine diesbezüglichen Angaben zu bestätigen. Eine vollkommene Serie streng geführter Querschnitte durch das ganze Tier lässt erkennen, dass das erste Leuchtorganpaar die Mündung unter einem Rechten, das zweite unter einem Winkel von ungefähr 45° nach aussen kehrt; die abdominalen richten ihre Mündung stets nach unten.

Aus diesem Grunde, sowie aus der Insertion von Muskeln hatte Chun wohl allen Grund anzunehmen, dass die ersten in einer zur Medianebene des Tieres unter 90°, die zweiten in einer unter 45° geneigten Ebene, die letzten nur in der Medianebene beweglich sind. Deshalb gehört es auch zu den Seltenheiten, einen regelrechten Axialschnitt durch ein abdominales Leuchtorgan zu

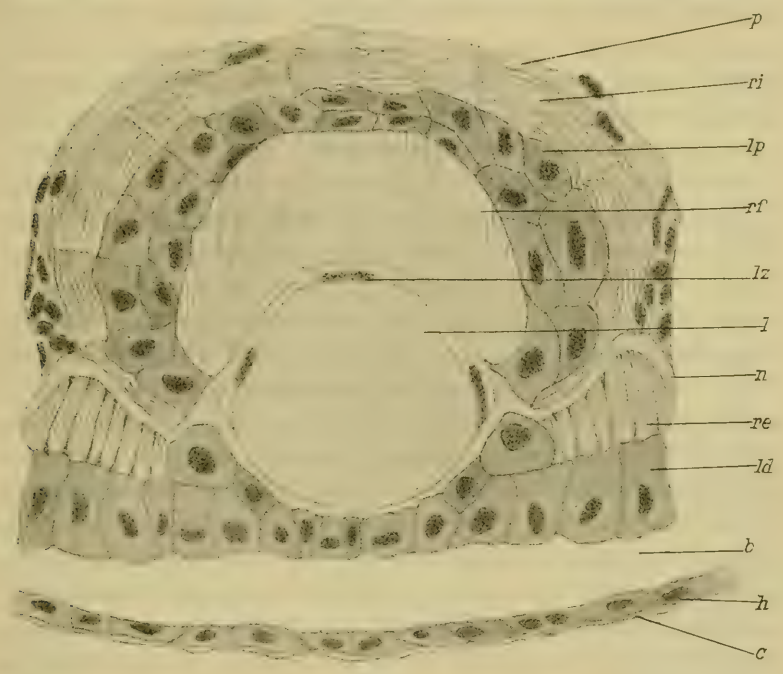


Fig. 1.
Ein thorakales Leuchtorgan von Nyctiphanes Conchii. Medianschnitt. b = Blutsinus, c = Cuticula, h = Hypodermis, ld = distale Leuchtzellen, lp = proximale Leuchtzellen, lz = Linzenzellen, n = Nerv, re = äusserer Reflektor, rf = Refraktor, ri = innerer Reflektor, p = Pigment. Vergr. 40 fach.

erlangen. Auf die Beweglichkeit des Organes weist übrigens auch der Umstand hin, dass es allseits von der Matrix der Chitinwand des Körpers losgelöst ist.

Die äusserste Hülle der Leuchtorgane bildet ein rotgefärbter Reflektor (r). Er besteht aus zwei Teilen, einem inneren becherförmigen und einem äusseren ringförmigen, der die Öffnung des ersteren im Kreise umzieht, in keinem Punkte aber mit ihm

zusammentrifft, sondern durch eine Bindegewebslamelle getrennt ist. Dieser Teil entbehrt auch jeder Pigmentierung, was man von dem becherförmigen nicht sagen kann, da dieser überall von lebhaft roten Pigmentzellen (p) eingehüllt wird. Leider bewahren dieselben ihre Farbe in keinem Konservierungsmittel. Beide Teile sind aus konzentrischen Lamellen aufgebaut.

In der Darstellung dieser Reflektorschichten weiche ich von Chun etwas ab. Was zunächst den becherförmigen Teil anbelangt, so war es mir nie gelungen, jene glatten Lamellen von grösserer Ausdehnung zu finden, die sich zu einer nahezu vollkommenen Hohlkugel zusammenlegen. Stets sah ich deutliche Grenzen zwischen Gruppen übereinander geschichteter Lamellen von beschränkten Dimensionen; ich habe dieselben auf meiner Zeichnung zum Ausdrucke gebracht. Dieser Umstand rief in mir den Gedanken wach, ob nicht zwischen den Lamellen und den darunterliegenden Zellen (lp) eine Korrelation bestehe. Ich werde noch Gelegenheit haben, auf diese Sache zurückzukommen. Dass dieses Verhalten des inneren Reflektors auf Schrumpfung zurückzuführen wäre, halte ich für ausgeschlossen, da derselbe bei den Organen des Kopfes eine solche Eigentümlichkeit nie zeigte. In dem äusseren Reflektorring sah Chun an der Innenseite Bildungszellen und stellte die Vermutung auf, dass die Lamellen des Ringes aus diesen Zellen hervorgehen, und jener von seiner Innenseite an Dicke zunimmt, „indem hier neue Lamellen den alten sich zugesellen unter allmählicher Rückbildung der zwischenliegenden sezernierenden Zellen". Vallentin und Cunningham sollen nach Angabe desselben Autors diese Zellen entgangen sein. Ich muss gestehen, dass ich mir alle Mühe nahm, um bei Nyctiphanes Conchii jene Zellen aufzufinden, doch umsonst. Dagegen fiel mir etwas anderes an jenem Ringe auf: die Lamellen desselben standen gruppenweise im engeren Zusammenhange miteinander, so dass, wie dort am becherförmigen Teile des Reflektors Gruppen von horizontal liegenden Schichten, hier solche von vertikal aufgerichteten zu sehen waren. Allerdings färbten sich die Spatien zwischen den einzelnen Bündeln stärker und täuschten einen Kern von länglich ovaler Gestalt vor; in der Tat war aber ein solcher nicht zu finden. Auch hier konnte ich es nicht unterlassen, die Gruppierung der reflektierenden Lamellen ohne Beziehung auf die benachbarten, auf der Aussenseite liegenden Zellen (ld) zu bringen.

Ich wende mich nunmehr jener Gruppe von Zellen (lp, ld) zu, die ich soeben und oben bei der Beschreibung des inneren Reflektorteiles vorübergehend erwähnt habe. Sie liegen überall dem Reflektor unmittelbar an, dem inneren Becher in zwei Lagen, dem äusseren in einfacher Schichte. Die letzteren scheinen bei ihrer Entwicklung mehr Raum gehabt zu haben und sind daher zylindrisch oder prismatisch. Den ersteren steht nur wenig Raum zu Gebote und daher mag wohl auch ihre unregelmässige, zumeist polyedrische Form herrühren. Auffällig gross sind die Kerne dieser Zellen, die manchmal den ganzen Raum innerhalb der Zellmembran ausfüllen. Ihr überaus leichtes Tinktionsvermögen lässt bequem die innere Granulation erkennen. Der plasmatische Teil der Zellen ist weniger gut tingierbar und macht auf mich mit seiner körnigen, bisweilen auch Vakuolen zeigenden Struktur den Eindruck, dass hier sezernierende Zellen vorliegen. Dies ist auch von früheren Autoren erkannt worden. Doch bezüglich des ausgeschiedenen Produktes gehen die Meinungen auseinander. Während Giesbrecht (1896, S. 490) diese Zellen als die Erzeuger des Leuchtsekretes ansieht, erfahren wir von Chun, „dass sie den Reflektor und den sogenannten Streifenkörper bilden“ (1896, S. 201). Bevor ich nun die diesbezüglichen Resultate meiner Untersuchungen hier zum Ausdrucke bringe, erachte ich es für nötig, den Streifenkörper zu beschreiben. Doch eines möchte ich gleich hier bemerken. Es ist über jeden Zweifel erhaben, dass die Zellen (lp) innerhalb des becherförmigen Teiles identisch sind mit denen (ld), die dem äusseren Reflektor anliegen. Dafür gibt weniger ihre Gestalt, als vielmehr ihr innerer Bau, das Aussehen der Kerne, das Verhalten gegen Farbstoffe ein sicheres Zeugnis. Warum sollte es dann besonderer Bildungszellen für den Reflektorring, die, wie oben erwähnt Chun an dessen Innenseite sah, bedürfen? Äusserer und innerer Teil des Reflektors sind von gleicher Zusammensetzung, und daher auch die sie abscheidenden Zellen von einerlei Art.

Und nun zu dem sogenannten Streifenkörper. Diese Bezeichnung rührt von Chun her. Er tauschte sie mit der alten — Stäbchenbündel nannte man ihn früher — ein, da er erkannte, dass diese für den Bau des besagten Gebildes weniger zutreffend sei; denn tatsächlich bestehe es aus Lamellen, die im Schnitte den Eindruck von Stäbchen hervorrufen, selbst aber solche nicht

sind. Übrigens war aber die Bezeichnung „Stäbchenbündel“ nicht ungerechtfertigt, da Giesbrecht (1896, S. 488) bei Larven von Euphausien stets parallele Stäbchen an diesem Körper vorfand und niemals Lamellen; diese bilden sich vermutlich mit dem zunehmenden Alter des Tieres aus. Bei den thorakalen und abdominalen Leuchtorganen von Nyctiphanes Conchii sind sämtliche Lamellen vertikal, streng parallel geschichtet und bilden zusammen eine nach aussen offene hohle Halbkugel. Mag man den Schnitt durch das Organ führen wie man will, immer wieder tritt parallele Streifung an dem Gebilde zu Tage. Dies pflegt im allgemeinen nicht vorzukommen, denn Chun spricht stets von „radiär ausstrahlenden“ Lamellen und bildet solche auch ab. Er sieht in ihnen ein ungemein reizvolles System.

Ich habe dem Streifenkörper sowohl an lebendem Material, als auch an den durch das Leuchtorgan geführten Schnitten, besondere Aufmerksamkeit zugewendet und bin überzeugt, dass er derselben Natur ist wie der Reflektor, „ein totes Produkt, Sekret oder Cuticulargebilde“ (Giesbrecht 1896, S. 488) der oben erwähnten sezernierenden Zellen. Seine Lamellen lösen sich bei frischem Material unter mechanischen Einflüssen ebenso in Fasern auf wie die des Reflektors; sie zeigen nach der Konservierung dieselbe Sprödigkeit wie jene, nur vielleicht noch in erhöhtem Maße. Gegen Farbstoffe verhalten sie sich gerade so, wie jene. Durch Pikrinsäure werden sie hochgelb gefärbt, andere Tinktionen nehmen sie weniger gut an.

Vor dem Streifenkörper, ungefähr bis zur Hälfte in ihn eingesenkt, liegt die von Dana (1852, S. 644) bereits entdeckte Linse. Sie hat bei Nyctiphanes Conchii nahezu Kugelform und ist homogen. Grosse, abgeplattete Kerne, die nach Chun ihren Bildungszellen angehören, liegen ihr dicht an.

Die Innervation der thorakalen und abdominalen Leuchtorgane bei dieser Art weicht von der, wie sie Chun (1896, S. 207) bei anderen Euphausien beschreibt, ab. Allerdings umgreifen auch hier zwei Äste des Nerven (n) in einem Bogen das Organ, um seitlich in dasselbe einzutreten. Die Stelle des Eintrittes befindet sich wie in der Regel zwischen dem inneren und äusseren Reflektor. Während aber Chun den Verlauf des Nerven im Inneren des Leuchtorganes, soweit er sich verfolgen liess, so darstellt, als ob die Nerven sich dem Streifenkörper allein zu-

kehren würden, sah ich an meinen Präparaten, dass jeder der beiden eingetretenen Äste sich zu den Seiten der Linse dichotom teilt und sie umgreift. Den weiteren Verlauf des Nerven habe ich nicht verfolgt, doch soviel steht sicher, dass die vor der Linse gelegene Partie nicht minderen Anteil an der Innervierung hat als die hinter ihr gelegene.

Die Leuchtorgane werden allseits von einem Blutsinus (b) umgeben.

Was nun jene am Kopfe gelegenen anbelangt, verweise ich auf die ausführliche Beschreibung derselben durch Chun (1896, S. 199—203). Diese Leuchtorgane unterscheiden sich von thorakalen und abdominalen durch ihre konische Form, den dütenförmigen Streifenkörper, das Fehlen einer Linse und den terminalen Eintritt des Nerven. Übrigens habe ich den Streifenkörper bei Nyctiphanes Conchii grösser gefunden als ihn Chun bei Nematoscoelis rostrata darstellt. Sonst stimmen meine diesbezüglichen Befunde mit seinen überein.

Funktion.

Betreffs der Lichtentwicklung in den Leuchtorganen der Euphausiden habe ich bereits eingangs erwähnt, dass Sars und Chun den Streifenkörper für die eigentliche Lichtquelle halten. Giesbrecht (1886, S. 499) schliesst sich dieser Meinung an; Vallentin und Cunningham teilen sie nicht. Welche Gründe bewogen die Forscher zu ihren Annahmen? Sars zerquetschte die Leuchtorgane lebender Schizopoden und sah allemal den Streifenkörper aufblitzen. Vallentin und Cunningham taten desgleichen, sahen jedoch den Streifenkörper niemals leuchten. Chun untersuchte lebendes Material überhaupt nicht und deshalb kann seine diesbezügliche Annahme nur als blosse Vermutung dahingestellt werden. Giesbrecht wollte der Sache von einer andern Seite beikommen und verfolgte die Entwicklung der Leuchtorgane. Es ist ihm nicht gelungen, die Frage endgültig zu lösen, doch insofern bedeutet seine Arbeit einen Fortschritt, als er mit Bestimmtheit dem Reflektor ein selbständiges Leuchtvermögen absprechen konnte; denn larvale Leuchtorgane sah er leuchten, bevor noch eine Spur vom Reflektor vorhanden war. Andererseits sollte er aber nicht behaupten, dass lediglich der Streifenkörper die eigentliche Lichtquelle sei, denn ausser diesem

wie er selbst schreibt, waren bereits Zellen ausgebildet, die ihn einschlossen und manchmal auch umhüllten. Dies können nur die sezernierenden Zellen (lp, ld) gewesen sein.

Meine Untersuchungen, die ich diesbezüglich an lebenden Nyctiphanes Conchii vornahm, gestalteten sich in folgender Weise.

Da die üblichen Mittel, die das Leuchten herbeiführen, wie mechanische Reize und Reagentien, Ammoniak, destilliertes Wasser (Brunnenwasser leistete dieselben Dienste) über die wahre Lichtquelle innerhalb des Organes keinen Aufschluss zu geben vermochten, wandte ich die alte Methode an und zerquetschte die Organe. Ich wusste, dass diese Art der Untersuchung als unverlässlich hingestellt wurde, da sie zu entgegengesetzten Resultaten (siehe oben Sars und Vallentin — Cunningham) geführt hat. Bei meinen Versuchen hat sie sich bewährt. Ich kann sagen, dass ich weder den Streifenkörper, noch weniger aber den Reflektor habe jemals leuchten gesehen, wofern ihm nicht eine Spur der sezernierenden Zellen (lp, ld) anhaftete und zwar nur eine Spur, denn in der Tat waren es oft gar keine Zellen, sondern bloss Überreste von solchen, der gekörnte Plasmaschleim. Umgekehrt aber leuchteten niemals Stellen unter dem Deckglase auf, wo ein Bestandteil des Reflektors, oder ein solcher vom Streifenkörper nachzuweisen war. Dafür machten aber die Lamellen dieser beiden Gebilde den Eindruck von stark lichtbrechenden Medien, namentlich die des letzteren in erhöhtem Grade. Und so bin ich zu der Überzeugung gelangt, dass die wahre Lichtquelle in den Leuchtorganen der Euphausidien die sezernierenden proximalen, beziehungsweise peripheren Zellen (lp, ld), die ich daher Leuchtzellen nenne, sind. In ihnen kommt das Leuchtsekret zustande. Ihr granuliertes Plasma erinnert mich in seinem tinktoriellen Verhalten an das jener Zellen in den Leuchtorganen der Fische, die als Lichterzeuger betrachtet werden mussten, da sich sonst im Leuchtorgan nichts anderes vorfand, dem diese Funktion hätte zugeschrieben werden können. Hier liegen die Sachen offenbar so. Das Leuchtsekret ist zugleich der Baustoff sowohl für den Reflektor, als auch für den Streifenkörper; es leuchtet beim Austritt aus der Zelle, in der es bereitet worden ist; durch mechanischen Reiz (Zerquetschen des Organes) kann es früher zum Leuchten gebracht werden. So wird es erklärlich, warum Sars den Streifenkörper,

Vallentin-Cunningham den Reflektor leuchten sahen. Wären ferner diese beiden Gebilde ihrer Natur nach verschieden,

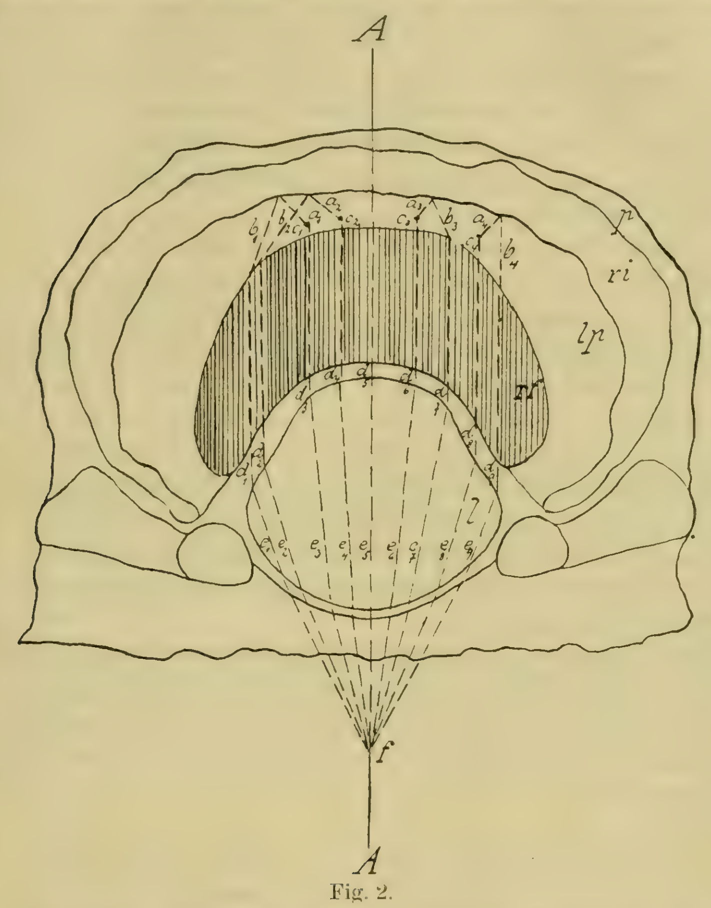


Fig. 2.

Schematischer Axialschnitt durch ein thorakales Leuchtorgan von Nyctiphanes Conchii: a1—a4, b1—b4 Lichtstrahlen, die in der Zone der proximalen Leuchtzellen entstehen und vom inneren Reflektor (ri) zurückgeworfen werden; c1—c4 Lichtstrahlen, die den direkten Weg nach aussen nehmen; d1—d9 Lichtstrahlen nach dem Durchgange durch den Refraktor (rf); e1—e9 Lichtstrahlen, durch die Linse (l) gebrochen; A = Achse, f = Brennpunkt, l = Linse, lp = proximale Leuchtzellen, rf = Refraktor, ri = innerer Reflektor, p = Pigment. Vergr. 40fach.

verstünde man wohl schwer, wie jene Zellen (lp), die bei manchen Arten nur in einschichtiger Lage angetroffen werden, an ihrem

distalen Ende etwas anderes absondern sollten als an ihrem proximalen.

Es erübrigt nunmehr noch die Frage, welche Rolle spielt der Streifenkörper beim Leuchten? Die hohe Lichtbrechung und sein innerer Bau weisen darauf hin, dass er beim Leuchtprozess als Refraktor ausgezeichnete Dienste leisten muss. Die Strahlen, die in seinem Umkreise entstehen, müssen eine bestimmte Richtung annehmen. Die hier beigefügte Konstruktion macht die Sache leicht verständlich.

Man sieht, dass nahezu kein Lichtstrahl aus dem becherförmigen Teile des Organes heraustreten kann, ohne seinen Weg durch den Refraktor genommen zu haben. Dass bei manchen Arten die Lamellen nicht parallel sind, sondern konisch zusammenlaufen, das widerspricht meiner Auffassung nicht im geringsten, im Gegenteil ist ihr nur förderlich. Sollte aber ein Einwand erhoben werden, dass meiner Ansicht nach Leuchtzellen auch ausserhalb des becherförmigen Teiles und zwar die dem ringförmigen anliegenden (ld) angetroffen werden und dass Lichtstrahlen aus diesen Zellen unmöglich durch den Refraktor gehen können, gebe ich dies vollkommen zu; diese Strahlen sind eben nur auf den Reflektor angewiesen.

So kann ich am Schlusse meiner Betrachtung zusammenfassen, dass in den Leuchtorganen der Schizopoden die distalen und proximalen Leuchtzellen die Quelle des Lichtes sind; Linse, Refraktor (Streifenkörper) und Reflektor sind bloss optische Hilfsapparate.

Prag, im Februar 1907.

Literaturverzeichnis.

1896 Chun, C.: Leuchtorgane und Facettenaugen. Atlantis. Bibl. Zool. Heft 19, S. 193—209, Taf. 16—20.

1863 Claus, C.: Über einige Schizopoden und Malakostraken Messinas. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. 13, S. 422, Taf. 25—29.

1852 Dana, J. D.: United States Exploring Expedition. Vol. XIII, Crustacea. Philadelphia, 69 Tafeln.

1896 Giesbrecht, W.: Über den Sitz der Lichtentwicklung in den Photosphärien der Euphausiiden. Zool. Anz., Jahrg. XIX, S. 486—490.

1859 Kroyer, H.: Forsög til en monographisk Fremstilling af Kraebsdyrslaegten Sergestes. Kong. Danske Videnskab. Selsk. Skrifter, Bd. 4, S. 219—303, 5 Tafeln.

1886 Mayer-Giesbrecht: Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. 6, S. 756.

1869 Metschnikow, El.: Über ein Larvenstadium von Euphausia. Zeitschrift f. wissensch. Zool., Bd. XIX, S. 479—483, Taf. XXXVI.

1885 Murray, J.: The voyage of H. M. S. Challenger. Narrative of the Cruise.

1886 Patten, W.: Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. 6, S. 542—756, Taf. 28—32.

1885 Sars, G. O.: The voyage of H. M. S. Challenger. Report on the Schizopoda. Vol. XIII, 38 Tafeln.

1862 Semper, K.: Reisebericht. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. 11, S. 100—108.

1888 Valentin, R. und Cunningham, J. T.: The Photospheria of Nyctiphanes Norvegica G. O. Sars. Quarterly Journal of Microscopical Science, Bd. XXVIII, S. 318—341, Taf. 23.

Zur Bildung der Zahnbeingrundsubstanz.

Von

Dr. **Leo Fleischmann.**

v. Korff hat in seiner im 67. Band dieses Archivs erschienenen Arbeit über die Entwicklung der Zahnbeingrundsubstanz den Standpunkt vertreten, dass die Zahnbeingrundsubstanz lediglich von den Fibrillen der Pulpa gebildet werde, und dass die Odontoblasten an der Formierung derselben überhaupt nicht beteiligt wären.

In einer kurz darauf im 68. Band dieses Archivs erschienenen Arbeit über die Entwicklung der Zahnscheiden verwies ich auf zwei Tatsachen, die mir gegen die Richtigkeit der v. Korffschen Ansicht zu sprechen schienen. Die beiden Tatsachen sind:

1. Das Engerwerden der Dentinkanälchen mit zunehmendem Alter:
2. die Existenz des sogenannten Köllikerschen Häutchens.

In einer neuerlichen, im 69. Band dieses Archivs erschienenen Arbeit, „Die Analogie in der Entwicklung der Knochen- und Zahnbeingrundsubstanz der Säugetiere", kommt v. Korff auf meine Arbeit zurück. Er beachtet dabei meinen ersten Einwand überhaupt nicht. Das ist seine Sache, und die Beurteilung der Wichtigkeit dieses Umstandes für die ganze Frage steht dem Leser zu. Die Art und Weise dagegen, wie er meinem zweiten Einwand begegnet, zwingt mich zu folgender Erwiderung:

v. Korff bestreitet zunächst die Identität des von mir dargestellten Häutchens mit dem von Kölliker beschriebenen, indem er erklärt, dass

1. Kölliker sein Häutchen an ausgewachsenen Zähnen gefunden, während ich es an sich entwickelnden Zähnen gefunden hätte, und dass
2. das von Kölliker gefundene Häutchen von den Neumannschen Scheiden durchsetzt würde, während das von mir gefundene der innersten Schichte der Grundsubstanz entspräche.

Was den ersten Einwand anlangt, so möchte ich hervorheben, dass ich gleich Kölliker das Häutchen zunächst an

ausgewachsenen Zähnen gefunden und erst dann nachgewiesen habe, dass es auch schon in Zahnkeimen, sobald nur die Dentinbildung einsetzt, zur Darstellung gebracht werden kann. Gerade den Hinweis auf diese Tatsache sehe ich als mein bescheidenes Verdienst an.

Was den zweiten Einwand anlangt, so widerspricht er direkt der Beschreibung, die Kölliker von dem Häutchen gab. Dieser sagte ausdrücklich, dass das Häutchen „die Anfänge der Röhren miteinander verbindet".

v. Korff hat dies gelesen, zitiert es auch und schreibt dennoch, dass das Köllikersche Häutchen nicht die Anfänge der Röhren verbindet, sondern von den Röhren durchsetzt wird. Er kommt zu diesem Schluss nicht auf Grund neuer eigener Befunde, sondern infolge einer willkürlichen Umdeutung der Köllikerschen Abbildung in diesem Sinne.

Es liegt also absolut kein Grund vor, die Identität meines und des Köllikerschen Befundes zu bezweifeln. Nachdem v. Korff diese bestritten hat, bestreitet er überhaupt die Existenz des Häutchens. Er findet es in gefärbten Paraffinschnitten nicht vor und bestreitet selbst die Möglichkeit dessen Existenz mit dem Hinweis, dass die Fibrillen der Pulpa direkt in das Dentin übergingen.

Das, was ich als das Köllikersche Häutchen darstelle, wäre nach v. Korff das mehr als zweifelhafte Resultat einer unbrauchbaren Methode. Er sagt darüber: „das Präparat wurde in 40 %ige Kalilauge gebracht und auf dem Objektträger bis zur Auflösung der Grundsubstanz erwärmt; der dabei unlöslich gebliebene Rückstand wird als Köllikersches Häutchen bezeichnet. Was man als Produkt dieser — meiner Meinung nach — für histogenetische Untersuchungen ganz unbrauchbaren Methode zurückbehält, entzieht sich doch wohl jeder Beurteilung durch den Histologen."

Dazu bemerke ich folgendes:

Die Kalilaugemethode wurde empfohlen, um die Zahnscheiden isoliert darzustellen; und zwar gelingt diese Darstellung auf Grund der besonderen Eigenschaft der Scheiden gegenüber der Einwirkung erwärmter Kalilauge resistent zu bleiben, während sich die Grundsubstanz löst. Nun fand ich, dass nicht nur die Zahnscheiden, sondern auch die innerste Schichte der Grundsub-

stanz, im Gegensatze zu deren übrigen Teilen, der Einwirkung erwärmter Kalilauge widersteht.

Daraus folgt direkt und zwingend, dass die innerste Schichte der Grundsubstanz eine andere chemische Zusammensetzung besitzt als deren übrige Teile. Nachdem nun diese innerste widerstandsfähige Schichte in jedem Stadium der Zahnbeinbildung vorhanden ist, nachdem ferner diese innerste Schichte trotz des Dickerwerdens des Dentinmantels immer die gleiche Dicke behält, so folgt daraus: dass diese innerste Schichte als jeweiliges Vorstadium der Zahnbeingrundsubstanz sekundär eine Umwandlung ihrer chemischen Beschaffenheit erleiden muss. Auf diese Tatsache habe ich in meiner Arbeit hingewiesen, und diese Tatsache bleibt bestehen, ob nun v. Korff die Methode als für histogenetische Studien brauchbar oder unbrauchbar erklärt.

Solange er die Tatsache, dass die innerste, jüngst gebildete Schichte der Zahnbeingrundsubstanz eine andere chemische Beschaffenheit zeigt als die übrigen älteren Schichten derselben, nicht mit seiner Theorie der Entwicklung der Grundsubstanz in Einklang bringen kann, solange ist diese Theorie selbst unhaltbar; denn eine Theorie oder Hypothese ist nur dann brauchbar, wenn keine einzige bekannte Tatsache gegen sie spricht.

Aus dem anatomisch-biologischen Institut der Universität Berlin.

Über die quergestreiften Zellen der Thymus.

Von

Richard Weissenberg.

Hierzu Tafel XII.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Historischer Überblick über die Erforschung der quergestreiften Zellen der Thymus 193

II. Material und Bemerkungen allgemeinerer Art über das Verhalten der Vogelthymus 200

III. Untersuchungsmethoden 201

IV. Die regelmässig quergestreiften bandförmigen Zellen der Hühnerthymus (Typus I) und ihr Vergleich mit quergestreiften Muskelzellen 202

V. Die partiell quergestreiften Zellen (Typus II) und ihr Verhalten zum Retikulum und zu hypertrophischen Markzellen 206

VI. Die quergestreiften Zellen mit zirkulärem Fibrillenverlauf (Typus III) und ihre Beziehung zu den übrigen quergestreiften Thymuszellen 209

VII. Das Verhalten der quergestreiften Thymuszellen in verschiedenen Alters- und Entwicklungsstadien von Gallus domesticus Briss. . 212

VIII. Die Ableitung der quergestreiften Thymuszellen von Myoblasten 216

IX. Indizien für die Genese der Thymusmyoblasten. Der Einschluss von quergestreiften Muskelfasern in die Selachierthymus 220

I. Historischer Überblick über die Erforschung der quergestreiften Zellen der Thymus.

Im Jahre 1888 entdeckte Sigmund Mayer (4) das Vorkommen quergestreifter Zellen in der Thymus. Seine Untersuchungen, die sich auf die Thymus des Frosches bezogen, lieferten den Nachweis, dass grosse, konzentrisch gestreifte Zellen, die seit längerer Zeit bekannt waren und schon die verschiedenartigsten Deutungen gefunden hatten, zum grossen Teile auch eine Querstreifung zeigten. Diese Querstreifung, die Mayer bald mehr bald weniger ausgeprägt fand, fasste er als identisch mit der Struktur quergestreifter Muskelfasern auf. Er deutete die Zellen als eine Abart jener Gebilde, die bei der Rückbildung

quergestreifter Muskelfasern auftreten und die er selbst wenige Jahre zuvor als Sarkolyten beschrieben hatte. Das verschiedenartige Bild, das die fraglichen zwischen die übrigen Thymuszellen eingestreuten Elemente darboten, die grosse Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der Querstreifung, das partielle oder auch totale Fehlen dieser Struktur erklärte er durch Umwandlungen der quergestreiften Sarkolyten. Da er keinen Anhaltspunkt sah, die Ursprungsstätte der „myogenen Körper“ in die Thymus selbst zu verlegen, so glaubte er, dass diese Elemente sekundär in die Thymus hineingelangt seien.

Im Jahre 1893 stellte Schaffer (9) den Befunden Mayers eine Beobachtung an die Seite, die er bei der Untersuchung der Thymus eines Teleostiers, des Lophius piscatorius, machte. Er beschrieb hier als typisches Vorkommnis „Sarkolyten in den verschiedensten Stadien des Zerfalles.“

Handelte es sich bei den bisher referierten Befunden um Elemente, die nicht quergestreiften Muskelfasern als solchen, sondern nur ihren Zerfallsprodukten ähnelten, so gelang es Pensa 1902, in der Thymus von Vögeln und Reptilien Gebilde aufzufinden, die nicht nur in der Prägnanz der Querstreifung, sondern zum Teil auch in der Form sich wohl mit echten Muskelfasern vergleichen liessen.

Pensa (5) beschrieb nämlich bis zu 150 μ lange, schmale, bandförmige Gebilde, die ebenso wie daneben vorkommende runde und spindelförmige Zellen eine prägnante Querstreifung mit Andeutung von Längsstreifung, ja bisweilen eine Aufteilung in quergestreifte Fibrillen erkennen liessen. Bei den langgestreckten Fasern in seitlicher Lage, bei den runden und spindelförmigen Zellen auch im Innern fand sich ein ovaler bläschenförmiger Kern, der an die Kerne quergestreifter Muskulatur erinnerte. Diese Zellen lagen ohne bestimmte Ordnung oder Orientierung inmitten der übrigen Thymuselemente, öfters zu kleinen Gruppen vereinigt, und zwar fanden sie sich hauptsächlich in den peripheren Schichten des Thymusmarkes.

Die quergestreiften Gebilde fand Pensa in erster Linie beim Huhn auf, konnte sie aber auch bei einer ganzen Anzahl anderer Vogelspezies nachweisen. Doch waren die Befunde je nach dem Alter der untersuchten Objekte verschieden. So waren die besprochenen deutlich quergestreiften Zellarten bei erwachsenen

Individuen von Gallus domesticus, Ardea cinerea und anderen im allgemeinen sehr selten. Weit häufiger fanden sich hier kleine Spindel- und Rundzellen, an denen Pensa auch bei noch so sorgfältiger Eisenhämatoxylinfärbung keine deutliche Querstreifung erkennen konnte. Wohl aber zeigten sich in diesen Zellen Körnchen, die an einigen Stellen in bestimmter Weise orientiert und derart angeordnet waren, dass eine Andeutung von Querstreifung sich auch hier ergab. Bei jungen Tieren dagegen, bei Exemplaren von Gallus domesticus, Buteo vulgaris, Ardea minuta im Alter von wenigen Tagen nach dem Ausschlüpfen, sah Pensa nur selten Formen mit undeutlichem Strukturcharakter, häufig dagegen die deutlich quergestreiften Zellen. Namentlich beim Hühnerküken liessen sich Fasern von prägnanter Querstreifung nachweisen, die in langem Zuge das Thymusgewebe durchsetzten.

Bei Reptilien und Amphibien fand Pensa ovale und runde quergestreifte Zellen vorherrschend und konnte bei letzteren noch eine besondere runde Zellart nachweisen, bei der sich die Streifung in radiärer Anordnung um den zentral gelegenen Kern findet — eine Struktur, die einem zirkulären Verlauf quergestreifter Fibrillen entspricht. Pensa identifiziert diese Gebilde mit den einen konzentrischen Bau zeigenden quergestreiften Sarkolyten Mayers. In der Thymus von Säugetieren und vom Menschen fanden sich keine quergestreiften Zellen.

Den Ursprung der fraglichen Elemente suchte Pensa durch embryologische Untersuchungen festzustellen. Beim Hühnchen konnte er am 12. und 13. Bruttage, zu einer Zeit, in der die Skelett-Muskelfasern deutliche Querstreifung aufweisen, in der Thymus keine quergestreiften Zellen entdecken. Ebensowenig war dies bei 14- bis 16 tägigen Hühnerembryonen der Fall, wohl aber fand Pensa bei diesen Stadien im Thymusmarke grosse Spindelzellen, die sich intensiv mit Eosin färbten und stets einen oder mehrere ovale Kerne besassen. Am 17. bis 18. Tage begann sich in diesen Zellen die Querstreifung auszubilden. Die Untersuchungen von Embryonen von Lacerta ergaben ähnliche Resultate. Einen Einschluss von ausgebildeter Muskulatur in die Thymus konnte Pensa in keinem Embryonalstadium beobachten. Ebensowenig wiesen seine Befunde auf Blutgefässe als Ursprungsstätten der quergestreiften Zellen hin. Pensa

hielt es für das Wahrscheinlichste, dass es sich um Überreste eines Teiles der aus der Wandung der Kopfhöhlen hervorgehenden Muskulatur handelt, die bei niederen Wirbeltieren zur Kiemendarmmuskulatur wird. Diese Myoblasten sollten auf frühen Embryonalstadien in die Thymusanlage hineingeraten sein und nun im Thymusmarke verteilt sich erst ganz spät als quergestreifte Muskulatur differenzieren.

Für diese im Jahre 1902 als Hypothese ausgesprochene Ansicht lieferte Pensa (6) zwei Jahre später eine Stütze durch eine genaue Studie über die Entwicklung der Froschthymus. Er konnte hier auch unter Anwendung der Rekonstruktionsmethode den Nachweis führen, dass in der Tat ein Bündel der aus der Wandung der Kopfhöhlen hervorgehenden Muskulatur, das später zum Musculus depressor mandibulae gehört, sich in jungen Larvenstadien dicht an die Thymus anlegt, so dass also die Möglichkeit zu einem Einschluss von Myoblasten in die Thymus besteht. Ausserdem enthielt diese Arbeit neue Untersuchungen über die quergestreiften Zellen der Amphibien- und Reptilienthymus. Zwischen den bandförmigen Zellen der Vogelthymus und den Rundzellen der Amphibien, bei denen die Streifung eine radiäre Anordnung um den zentral gelegenen Kern zeigt, war es Pensa nunmehr gelungen, in der Klasse der Reptilien Übergangsbilder zu finden. Er beschrieb hier Rundzellen vom Typus der Amphibien, die zum Teil einen regelmässig quergestreiften bandförmigen Fortsatz zeigten, und folgerte aus diesem Befund, dass beide Zelltypen in dieselbe Gruppe gehören.

Zu einer ganz andern Auffassung der Natur und des Ursprungs der quergestreiften Thymuszellen sollte im Jahre 1905 Hammar (2) kommen. Hatte Pensa die fraglichen Gebilde für echte Muskelzellen gehalten und den Nachweis zu führen versucht, wie sie sekundär in die Thymusanlage hineingeraten sein könnten, so glaubte Hammar im Gegenteil ihren Ursprung in die Thymus selbst verlegen zu müssen. Von den Retikulumzellen, den nach der Ansicht Hammars ein Netzwerk bildenden Epithelzellen der Markschicht, sollten sich die quergestreiften Formen als eine besondere Modifikation hypertrophischer Markzellen ableiten, es sollte hier der einzigartige Fall bestehen, dass Elemente von der Morphologie der quergestreiften Muskulatur aus dem Entoderm hervorgingen.

Dieses Resultat musste um so wunderbarer erscheinen, als Hammar für die Vogelthymus nicht nur den Befund regelmässig quergestreifter Zellen von bandförmiger Gestalt, also das Vorkommen von Gebilden hoher Muskelähnlichkeit bestätigen konnte, sondern sogar bei ihnen in der Lage war, den Vergleich mit echten Muskelzellen bis auf ganz spezielle Struktureinzelheiten wie Zwischen- und Mittelscheiben auszudehnen. Trotzdem hielt Hammar ein Identifizieren der quergestreiften Thymuselemente mit echten Muskelzellen für nicht zulässig, solange es nicht möglich wäre, sich von ihrer Kontraktilität zu überzeugen, und führte dementsprechend für sie den Ausdruck „myoide Zellen" ein, zumal er neben den bandförmigen Elementen quergestreifte Zellen mit augenfälligen Abweichungen vom Aussehen typischer Fasern sowohl betreffs der Form wie des Fibrillenverlaufes fand.

Es handelt sich dabei um runde oder ovale Zellen, die in der Amphibienthymus vorherrschend sind, während sie in der Vogelthymus gegenüber den langgestreckten quergestreiften Formen, neben denen auch spindlige und verzweigte erwähnt werden, zurücktreten. In den ovalen oder runden Zellen beschreibt Hammar Fibrillen von prägnanter Querstreifung, die oft in Bündeln zusammenliegen. Während sie sich im Innern der Zellen vielfach durchflechten, verlaufen sie an der Oberfläche meistens zirkulär, so dass mediane Durchschnitte oft das Bild Cohnheimscher Felder ergeben, die Flächenansicht aber Längsbilder der Fibrillen zeigt. Dass diese Elemente identisch sind mit den Rundzellen der Amphibien, für die Pensa eine radiäre Anordnung der Querstreifen und somit auch einen zirkulären Fibrillenverlauf angibt und ebenso mit den konzentrisch gestreiften Sarkolyten Mayers, halte ich für sehr wahrscheinlich.

Ferner beschreibt Hammar für Amphibien und Vögel runde Zellen mit partieller oder undeutlicher Querstreifung, ähnlich wie Pensa in der Thymus älterer Vögel Formen gefunden hatte, die von unregelmässig lagernden Granula durchsetzt nur an einigen Stellen eine Anordnung der Körnchen im Sinne einer Querstreifung erkennen liessen. Doch ist es hier schwer zu sagen, inwieweit die Befunde der Autoren vergleichbar sind, da Pensas Resultate von Hammar nicht im einzelnen berücksichtigt wurden. Nach Hammar handelt es sich einmal um Rundzellen mit deutlicher Fibrillierung, aber wenig oder gar

nicht hervortretender Querstreifung, zweitens aber um Elemente, bei denen „die quergestreifte Substanz eine mehr kompakte, dunkel färbbare Masse mehr weniger undeutlicher Querstreifung“ darstellt und von einer Schicht undifferenzierten Plasmas umgeben wird. Nur die letzte Form wird von Hammar wegen ihrer Sarkolyten ähnelnden Gestalt und weil sie sich bei Involutionsprozessen der Thymus häufiger findet, als rückgebildet aufgefasst. Dagegen werden die erstgenannten Gebilde als Übergangsformen von den myoiden Zellen zu den Retikulumzellen gedeutet. Das Vorkommen von verzweigten, aber gänzlich quergestreiften Formen, ebenso wie das Bestehen feiner protoplasmatischer Verbindungsfäden zwischen einem Teile der myoiden und der Retikulumzellen sollen weitere Beweise für die Genese der quergestreiften Zellen aus dem Markretikulum bilden.

So werden denn die myoiden Zellen von Hammar nur als eine besondere bei Amphibien und Vögeln vorkommende Modifikation der hypertrophischen Markzellen aufgefasst, die schon in frühen Embryonalstadien auftretend den Ausgangspunkt auch für vielkernige Riesenzellen und bei gruppenweiser Vergrösserung der Markzellen für Hassalsche Körperchen bilden. Durch ihre ästige Form und ihre Verbindungen mit den nahe liegenden Elementen des Retikulums erweisen sie sich als diesem angehörig. Neben den Hassalschen Körperchen bleiben bei Säugetieren auch vereinzelte hypertrophische Zellen bestehen, die einen exquisit grobfaserigen Bau und beim Kalb ausnahmsweise undeutliche Querstreifung zeigen, somit also nahe Anknüpfungspunkte an die quergestreiften Zellen der Vögel und Amphibien gewinnen.

In dieser Darstellung Hammars erscheint die Frage unklar, wie sich die regelmässig quergestreiften bandförmigen Zellen, die die höchste Ähnlichkeit mit Muskelzellen darbieten, zu den mit den Retikulumzellen durch Übergänge verknüpften runden Zellformen verhalten. Es wird nur kurz erwähnt, dass die quergestreiften bandförmigen Elemente in manchen Fällen die „Fortsätze rundlicher Zellen“ darstellen.

Die ausführliche Thymusarbeit Hammars, die hier nur so weit referiert wurde, als sie auf die quergestreiften Zellen Bezug hat, ist von seiten Pensas (7) nicht ohne Erwiderung geblieben. Noch im selben Jahre (1905) veröffentlichte er eine kurze Entgegnung, in der er folgende Differenzpunkte hervorhebt. Erstens

bilden die Thymusmarkzellen nach Pensa bei Anwendung guter Fixationsmethoden (Flemmingsche und Hermannsche Flüssigkeit) kein Retikulum, sondern liegen ohne Maschenbildung nebeneinander. Zweitens bestehen keine Protoplasmaverbindungen zwischen den quergestreiften Elementen und den Thymusmarkzellen, und ebensowenig kann Pensa drittens Übergangszellen zwischen den Retikulum- und den myoiden Zellen Hammars auffinden. Allerdings beschreibt Pensa neben den kleinen Thymusmarkzellen, die ein nur schwach färbbares Plasma und zum Teil regelmässige Konturen zeigen, nun noch andere Zellen von grösseren Dimensionen, stärkerer Färbbarkeit des Protoplasmas und sehr unregelmässigen Zellkonturen, die mit den kleinen Thymusmarkzellen zwar nicht durch direkte protoplasmatische Verbindung, wohl aber durch zahlreiche Übergangsformen verknüpft sind. Von diesen von Pensa als besondere Form der Thymusepithelzellen aufgefassten Gebilden glaubt er, dass sie bei oberflächlicher Untersuchung vielleicht mit den myoiden Zellen verwechselt werden könnten. „Oltre che per la forma diversa del corpo cellulare, per il carattere del nucleo ecc., sopratutto si distinguono per il carattere essenziale della struttura mancante nelle une, manifesto nel altre, quando si osservino in opportune condizioni di fissazione e di colorazione.“ Wie früher, leitet Pensa die quergestreiften Zellen von der Visceralbogenmuskulatur ab, und während er bereits 1902 verschiedene Fälle vom Einschluss quergestreifter Muskelfasern in drüsige Organe aus der Literatur zusammenstellen konnte, kann er nun auch auf die 1904 erschienene Arbeit von Glas (1) verweisen, der Sarkolyten in einer menschlichen Tonsille beschreibt und sie gleichfalls von der sich aus den Wandzellen der Kopfhöhlen entwickelnden Muskelplatte ableitet.

Bei dieser Darstellung Pensas ist es beachtenswert, dass der Autor das Bestehen von grossen im Plasma stark färbbaren und mit den Thymusmarkzellen durch Übergänge verknüpften Zellen zugibt. Von den myoiden Zellen unterscheiden sie sich im wesentlichen durch das Fehlen der Querstreifung. Denn die unregelmässige Gestalt, das Bestehen von Zellfortsätzen kann bei der Polymorphie der quergestreiften Zellen nicht recht ins Gewicht fallen, und wenn Pensa auch einen Unterschied im Bau der Kerne erwähnt, ohne diesen übrigens genauer zu be-

sprechen, so ist doch in seinen Figuren (Pensa 5) ein deutlicher Unterschied zwischen den Kernen der Thymusmarkzellen und denen der quergestreiften Zellen nicht zu sehen. Wenn somit als wesentliches Unterscheidungsmittel zwischen den myoiden Zellen und der fraglichen grossen von Pensa zum Thymusepithel gerechneten Zellart das Bestehen oder Fehlen der Querstreifung sich ergibt, so wäre es von Interesse zu erfahren, wie sich die undifferenzierte Zellart gegen die von Pensa (5) für die Thymus erwachsener Vögel als charakteristisch beschriebenen Zellen abgrenzen lässt, bei denen die Querstreifung sich fast völlig zurückgebildet hat und sich nur hier und da Granula im Sinne einer solchen Struktur anzuordnen scheinen.

Jedenfalls standen sich auch nach dieser letzten Veröffentlichung Pensa und Hammar nicht nur in der Deutung ihrer Resultate, sondern auch in den tatsächlichen Befunden zum grossen Teile unvermittelt gegenüber. Die Frage der quergestreiften Zellen der Thymus konnte keineswegs als aufgeklärt gelten.

II. Material und Bemerkungen allgemeinerer Art über das Verhalten der Vogelthymus.

Die Untersuchungen, die seit dem Sommer 1905 von mir im anatomisch-biologischen Institut der Universität Berlin ausgeführt wurden, erstreckten sich hauptsächlich auf die quergestreiften Zellen der Vogelthymus. Ganz zuletzt trat für mich die Selachierthymus in den Vordergrund des Interesses.

Herrn Prof. Dr. Heck, Direktor des Zoologischen Gartens zu Berlin, sowie Herrn Dr. Heinroth, bin ich für das liebenswürdige Entgegenkommen, mit dem mir bereitwilligst die Sektion vieler Vögel gestattet wurde, zu grossem Danke verpflichtet. Bei dem reichhaltigen Material der verschiedensten Spezies, das mir auf diese Weise zur Verfügung stand, konnte ich mich davon überzeugen, dass entsprechend den Angaben von Pensa (5) in den meisten Fällen die Thymus in Form von Lappen entlang der Vena jugularis angeordnet ist. (Die von Pensa für einige Arten beschriebene bandförmige Form der Thymus fand ich bei Haematopus ostrealegus L.) Auch darin stimme ich mit Pensa überein, dass Thymuslappen von beträchtlicher Grösse bei Hühnervögeln, ganz besonders grosse aber bei Enten und Gänsen gefunden werden.

Leider erwies sich das mir vom Zoologischen Garten freundlichst zur Verfügung gestellte Material für die vorliegende Untersuchung wenig geeignet, da es sich meist um an Krankheiten gestorbene Tiere handelte, für die ich den von Hammar beschriebenen Zustand der akzidentellen Involution der Thymus durchaus bestätigt fand. Dazu kam, dass die Objekte nicht immer hinreichend frisch für feinere histologische Untersuchung zur Konservierung kommen konnten. Immerhin erhielt ich einen Überblick über die Thymus von verschiedenen Vogelgruppen und gewann die Überzeugung, dass quergestreifte Zellen sich bei weitem am meisten in der Thymus von Hühnervögeln finden.

Auch Pensa und Hammar haben das Huhn als ein in dieser Beziehung sehr günstiges Objekt empfohlen. Bei der Pute habe ich etwa ebensoviel und beim Fasan (Phasianus colchicus L.) sogar noch bedeutend mehr quergestreifte Zellen gefunden. Es zeigt sich übrigens dabei, dass weder in der Gruppe der Hühnervögel, noch auch sonst die Zahl der quergestreiften Zellen dem Volumen der Thymuslappen entspricht. Der Fasan hat nämlich eine bedeutend kleinere Thymus als Gallus domesticus, und bei Enten und Gänsen, deren Thymuslappen bei weitem am grössten sind, sind die quergestreiften Zellen spärlicher als beim Huhn vertreten. Ein prinzipieller Unterschied im Bau der quergestreiften Zellen wurde bei den verschiedenen Vogelspezies nicht gefunden. Die speziellen Untersuchungen erstreckten sich namentlich auf eine Reihe verschiedener Altersstadien von Gallus domesticus.

Allen denen, die mich in liebenswürdiger und tatkräftiger Weise freundlichst bei der Beschaffung des Materials unterstützten, sage ich auch hier meinen besten Dank.

III. Untersuchungsmethoden.

Die Hühner wurden meist durch Chloroform getötet. Bezüglich der angewandten Fixationstechnik wäre zu sagen, dass ich die besten Resultate übereinstimmend mit Pensa durch Osmiumgemische und zwar in erster Linie Flemmingsche Flüssigkeit (starkes Gemisch) erzielt habe. Daneben habe ich namentlich Tellyesniczkysche Flüssigkeit angewandt. Die Schnittdicke betrug 3μ, selten darüber. Bei der Färbung habe ich die günstigsten Resultate mit der Heidenhainschen Eisen-

hämatoxylinmethode erzielt, die ich auch der Silberimprägnierung nach Bielschowsky vorzog. Bei einer Arbeit wie der vorliegenden, bei der es sich um Untersuchung von Gebilden von bestimmter Plasmastruktur (Querstreifung) und ihres Verhaltens zu undifferenzierten Zellen handelt, war es notwendig, einen Verlust der Struktur durch zu starke Differenzierung auszuschliessen. Ich habe daher sehr intensive Färbungen als die beweiskräftigsten bevorzugt und z. B. nach einer Beizung von vier und Färbung von 16 Stunden nur 20 Sekunden in Eisenalaun differenziert. Um den richtigen Grad der Differenzierung zu beurteilen, war es, wie überhaupt bei der Ausführung der ganzen Arbeit, notwendig, die Ölimmersion zu benutzen. Ich habe es dabei vorteilhaft gefunden, die durch das Abspülen zur Unterbrechung der Eisenalaundifferenzierung mit Leitungswasser benetzten Schnitte mit einem grossen Deckglas zu bedecken und nun die Ölimmersion zu gebrauchen. — Als Macerationsflüssigkeit bewährte sich Drittelalkohol.

IV. Die regelmässig quergestreiften bandförmigen Zellen der Hühnerthymus (Typus I) und ihr Vergleich mit quergestreiften Muskelzellen.

Als ich meine Untersuchung begann, lag mir zunächst daran, festzustellen, inwieweit sich die Struktur der quergestreiften Zellen der Thymus mit dem Bau quergestreifter Muskelzellen vergleichen lässt. Die Angaben der Voruntersucher über eine weitgehende Polymorphie der fraglichen Gebilde kann ich vollkommen bestätigen, und ich will zunächst nur die regelmässig quergestreiften Elemente aus der Hühnerthymus beschreiben, wie sie sich bei einem drei Wochen alten Hühnchen darstellen. Es handelt sich dabei um meist langgestreckte an den Enden oft zugespitzte, manchmal aber aufgefaserte Gebilde, die in der Länge bisweilen 125 μ erreichen, in der Breite von 2—8 μ variieren.

Diese je nach ihrer Dickenausdehnung mehr das Bild von Fäden oder von Bändern darbietenden Elemente zeigen sich bei geeignet ausgeführter Eisenhämatoxylinfärbung in äusserst prägnanter Weise aus weissen und schwarzen Querscheiben zusammengesetzt, die sich in Grösse und Abstand aufs beste mit

den Elementen Qu und J[1]) der quergestreiften Muskulatur, den anisotropen und isotropen Querscheiben, vergleichen lassen. Extrahiert man kräftig, so tritt in den dunkeln Querscheiben ein helles glänzendes Mittelband auf, genau so wie sich als Extraktionsphänomen beim quergestreiften Muskel die mittlere Aufhellungszone (= Qh) darstellen lässt.[2]) Bei starker Färbung wird nicht selten auch in der Mitte der hellen Querscheiben noch eine Struktureigentümlichkeit, nämlich eine gleichfalls genau quer verlaufende feine schwarze Linie sichtbar, die ich ebenso wie Hammar als Zwischenscheibe deute. An gut fixierten und gefärbten Präparaten handelt es sich nur bei den schmalsten Elementen um einheitliche dunkle Querscheiben, bei den breiteren Formen kann man je nach der Breitenausdehnung eine grössere oder geringere Menge parallel zu einander liegender, annähernd rechteckiger Plättchen erkennen. Ein Zusammenhang dieser Plättchen untereinander in der Längsrichtung wird in hohem Maße wahrscheinlich, wenn man beachtet, dass bei der häufig stattgehabten seitlichen Verschiebung von in der Querrichtung benachbarten Plättchen sich auch die in der Längsrichtung folgenden in genau gleichem Maße verschoben finden (Fig. 1). Man gewinnt also den Eindruck, dass Längsreihen von Plättchen bestehen. Oft ist es auch noch möglich, die intensiv schwarz gefärbten rechteckigen Plättchen durch stärkere Differenzierung in feine schwarze parallel zu einander liegende Stäbchen aufzulösen, und ab und zu sind grau gefärbte Verbindungsfädchen zu sehen, die in der Längsrichtung benachbarte Stäbchen vereinigen. Das heisst: es lässt sich wie bei der quergestreiften Muskelfaser zeigen, dass die Elemente der Querstreifung auf Fibrillen angeordnet sind — ein Befund, der sich auch auf die oben mit Qh (der mittleren Aufhellungszone) verglichene Struktur bezieht, während ich ganz der Meinung Heidenhains (3) entsprechend die „Zwischenscheibe" öfters ununterbrochen mehrere Fibrillen durchsetzen sah.

Ohne hier auf die Frage der Elementarfibrille näher einzugehen, will ich doch betonen, dass ich nicht gar so selten eine

---

[1]) Die hier verwandte Buchstabenbezeichnung für die Elemente der Struktur der Querstreifung ist Heidenhain (3): Struktur der kontraktilen Materie entnommen.

[2]) Zweifellos handelt es sich hier um die von Hammar mit den Mittelscheiben quergestreifter Muskelfasern verglichene Struktur.

paarweise Vereinigung der beschriebenen Stäbchen gesehen habe, die bei gleichzeitigem Hervortreten von Qh zu dem Bilde einer „Tetrade“ Veranlassung gibt, wie es Schlater (10) im Jahre 1905 gerade für die Myofibrille des Hühnerembryos beschrieben hat.

Übereinstimmend mit Pensa wäre ferner zu erwähnen, dass die grossen bläschenförmigen ovalen Kerne an die quergestreifter Muskelfasern erinnern. Ich habe sie meist in der Einzahl der Faser seitlich anliegend und von einer schmalen Schicht undifferenzierten Plasmas umhüllt gefunden. Als weiteres Indizium für die Muskelnatur der fraglichen Gebilde möchte ich anführen, dass am frischen Zupfpräparat wie nach Maceration in Drittel-Alkohol die Querstreifung als Folge des regelmässigen Abwechselns stärker und schwächer lichtbrechender Schichten erkennbar war. Schliesslich habe ich auch Untersuchungen mit dem Polarisationsapparat angestellt. Quergestreifte Zellen, die durch Maceration der Thymus in Drittel-Alkohol isoliert waren, zeigten bei schwacher Vergrösserung, dass in ihnen doppelbrechende Substanz vorhanden ist. Das Phänomen bei Immersionsvergrösserung zu verfolgen und festzustellen, ob wirklich doppelbrechende mit einfachbrechenden Schichten abwechseln, gelang mir nicht. Doch scheint mir dies sich aus der Kleinheit und der beim Isolationspräparat geringen Deutlichkeit der Querstreifung zu erklären. Ein indirekter Beweis dafür, dass auch im vorliegenden Falle die Doppelbrechung an die Querstreifung geknüpft ist, scheint mir darin zu liegen, dass bei Isolation der Zellen durch 30% Kalilauge die Querstreifung offenbar durch Quellung unsichtbar wurde und damit zugleich der Nachweis der Doppelbrechung mit dem Polarisationsmikroskop nicht mehr glückte.

Die Struktur der fraglichen quergestreiften Elemente lässt sich somit aufs Beste mit dem Bau quergestreifter Muskelzellen vergleichen. Mit ausgebildeten Skelettmuskelfasern freilich ist wenig Ähnlichkeit vorhanden. Ein Sarkolemm ist nicht nachzuweisen. Meist ist nur ein Kern vorhanden, und die Lage desselben sowie die Menge des ihn umhüllenden undifferenzierten Plasmas ist eine wechselnde. In manchen Fällen ist auch an einer Schnittserie ein zu der quergestreiften Faser gehöriger Kern nicht mit Sicherheit nachzuweisen. Doch bei dem kernreichen Thymusgewebe scheint ein Beobachtungsfehler so wenig ausgeschlossen, dass ich doch glaube, von den quergestreiften

Elementen ganz allgemein als von „Zellen" sprechen zu dürfen. Die bisher geschilderten regelmässig quergestreiften bandförmigen Zellen, von denen ein prägnantes Beispiel in Fig. 1 abgebildet wurde, möchte ich als den ersten Typus der quergestreiften Thymuszellen bezeichnen.

Es ist zu erwähnen, dass neben den gestreckten auch winklig gebogene Formen vorkommen. Entsprechend den Befunden Hammars wurden gelegentlich auch verzweigte Zellen beobachtet, die besonders deutlich an Macerationspräparaten hervortraten. Ab und zu fanden sich ferner beim drei Wochen alten Hühnchen regelmässig quergestreifte Spindelzellen mit zentral gelegenen Kernen.

Wichtiger als diese Variationen der äusseren Form erscheinen mir Modifikationen, die im innern Bau der regelmässig quergestreiften Zellen auftreten können. Es handelt sich einmal um Elemente, deren eine Hälfte regelmässige Querstreifung oft mit sehr schöner Ausbildung der Zwischenscheiben zeigt, deren andere Hälfte dagegen nur glatte Fibrillen enthält, die in der Längsrichtung der ganzen Zelle teils gerade, teils gewellt, meist aber parallel zu einander verlaufen. Und zwar gewinnt man den Eindruck, dass die quergestreiften Fibrillen direkt in die glatten übergehen, in welche nur hier und da sich mit Eisenhämatoxylin dunkel färbende Körnchen eingelagert sind. Eine weitere Modifikation besteht darin, dass die faserförmigen Gebilde in der Längsrichtung in einen undifferenzierten oder nur glatte Fibrillen enthaltenden Zellteil und einen zuweilen bedeutend schmäleren regelmässig quergestreiften Abschnitt geteilt sind. Des weiteren sind Formen zu erwähnen, die zwar in ihrer ganzen Ausdehnung quergestreift sind, deren Querstreifung aber gewissermassen einen primitiven Charakter zeigt, sei es, dass sie sich nur aus Körnchen oder ganz kleinen Stäbchen aufbaut, sei es, dass sie aus ganz feinen die Faser in ihrer ganzen Breite durchsetzenden, dicht nebeneinander liegenden Querlinien besteht. Es entstand die Frage, ob die letztgenannte Form im Sinne einer Kontraktionserscheinung zu deuten wäre. Da sie sich indessen besonders bei Fasern mit verschwommenen Zellgrenzen und schlecht färbbarem Plasma fand, glaube ich, sie nicht als Kontraktions-, sondern als Rückbildungsform auffassen zu müssen. Auch die übrigen Strukturvariationen der Zellen des ersten Typus scheinen mir am

ungezwungensten als Rückbildungen von in ganzer Ausdehnung regelmässig quergestreiften Fasern gedeutet zu werden. Eine letzte, seltene, in diese Gruppe gehörige Modifikation besteht darin, dass die Querstreifung mit Ausnahme der die Faser in ihrer ganzen Breite durchsetzenden Linien der Zwischenscheiben auch bei stärkster Färbung nur blass und undeutlich sichtbar ist.

V. Die partiell quergestreiften Zellen (Typus II) und ihr Verhalten zum Retikulum und zu hypertrophischen Markzellen.

Neben den vorwiegend langgestreckten Formen des ersten Typus finden sich in der Thymus des drei Wochen alten Hühnchens in grosser Anzahl runde, unregelmässig ovale oder kurze tafelförmige Gebilde, die gleichfalls zu den quergestreiften Thymuszellen zu zählen sind, deren ganz unregelmässiger Bau es aber wohl gerechtfertigt erscheinen lässt, wenn sie hier als zweiter Typus besonders abgegrenzt werden. Sie entsprechen den Rundzellen, an welchen Hammar deutliche Fibrillierung, aber wenig oder gar nicht hervortretende Querstreifung beschreibt, und wahrscheinlich auch den Elementen, die Pensa mannigfach von Granula durchsetzt findet und an denen er an einigen Stellen eine Anordnung der Körnchen im Sinne einer Querstreifung beobachtet. Ein grosser bläschenförmiger, chromatinarmer Kern von meist ovaler Gestalt findet sich bald im Zentrum bald in der Peripherie der meist nur einen Durchmesser von 20 μ erreichenden Zellen. Bei starker Eisenhämatoxylinfärbung, namentlich nach Fixation mit Flemmingscher Flüssigkeit, zeigen diese Zellen teils glatte Fibrillen, die zirkulär oder wirbelförmig verlaufen können, sich aber häufiger wirr durchflechten, teils sich intensiv färbende Körnchen oder kurze Stäbchen, die regellos angeordnet sind. Nur bei einigen Zellen und auch dann nur an wenigen Stellen liegen die Stäbchen in regelmässigen Abständen aufgereiht. In manchen Fällen, wie bei der in Fig. 2 dargestellten Zelle, heben sich die Stäbchenreihen so deutlich von der Umgebung ab, dass an der Einlagerung quergestreifter Fibrillen in das Plasma nicht gezweifelt werden kann. In andern Fällen ist man unsicher, ob nicht nur zufällig hintereinander liegende Körnchen eine solche Reihe vortäuschen. Bei vielen Zellen dieser Art ist aber eine

an Querstreifung in irgend einer Form erinnernde Struktur gar nicht zu entdecken.

Wie verhalten sich diese Gebilde zu den übrigen Thymuszellen? Zur Beantwortung dieser Frage ist es nötig, auf das histologische Bild, das ein Durchschnitt durch die Hühnerthymus darbietet, etwas näher einzugehen. Ist der Schnitt mit Eisenhämatoxylin gefärbt, so heben sich sogleich von den chromatinreichen Kernen der dicht nebeneinander liegenden protoplasmaarmen Zellen der Rindenschicht als lichtere Partien die Stellen ab, an denen die Markschicht getroffen ist. Abgesehen von den mannigfach gestalteten und oft mit Flimmerepithel ausgekleideten Cysten, den vielkernigen Riesenzellen und konzentrischen, an die Hassalschen Körperchen der Mammalia erinnernden Epithelzellenverbänden setzt sich die Markschicht aus etwa 12—15 μ im Durchmesser erreichenden Zellen zusammen, die eine mannigfach wechselnde Form, schwach färbbares Plasma und einen runden oder ovalen bläschenförmigen, chromatinarmen Kern besitzen. An manchen Stellen haben die Markzellen eine unregelmässig polygonale Gestalt und liegen in dichter epithelialer Anordnung nebeneinander. Nicht immer ist in diesem Falle das Zellinnere gleichmässig vom Plasma erfüllt, sondern oft spannen sich zwischen Zellbegrenzung und Kern nur feine und unregelmässig miteinander anastomosierende Plasmafäden aus. Die Zellbegrenzung hat seltener den Charakter einer festen Membran als den einer äusseren Protoplasmaschicht. An andern Stellen des Schnittes sind nun die Zellgrenzen überhaupt nicht nachzuweisen. Die Plasmafäden benachbarter Zellen vereinigen sich vielmehr miteinander zu einem unregelmässigen Maschenwerk, das man wohl mit Hammar als ein Retikulum bezeichnen kann.

In allen Altersstadien und bei allen untersuchten Hühnern heben sich nun von den bei der Heidenhainschen Eisenhämatoxylinfärbung im Plasma nur zart tingierten Markzellen unregelmässig verteilte und oft in Gruppen beisammen liegende grosse Zellelemente in schwarzgrauem Farbenton ab. Diese durch ihr kompaktes Gefüge im Gegensatz zu der lichten Umgebung sofort auffallenden Gebilde sind die geschilderten quergestreiften Zellen, und zwar fanden sich bei drei Wochen alten Hühnern nebeneinander und durcheinander gemischt die verschiedenen Modifikationen des ersten wie des zweiten Typus, alle dunkler

gefärbt als die umgebenden Retikulumzellen und jede besonders wieder die spezielle Plasmastruktur, diese die regelmässigen Querscheiben, jene die oft ungeordneten Fädchen und Körnchen tiefschwarz auf matterem Grunde aufweisend. Die Ähnlichkeit im Gesamtaussehen von den regelmässig quergestreiften bandförmigen Zellen (erster Typus) und den ganz unregelmässig gebauten Elementen des zweiten Typus ist eine so weitgehende, dass man unwillkürlich an eine engere Beziehung zwischen beiden denkt.

Andrerseits ist darauf hinzuweisen, dass sich unter den geschilderten Zellen des zweiten Typus neben solchen, die partiell deutliche Querstreifung zeigten, auch andere fanden, die nur unregelmässig gelagerte Granula und ein wirres Geflecht von Fibrillen aufwiesen. Es ergab sich also hier ein Übergang von quergestreiften Elementen zu solchen, die nicht im Sinne einer Querstreifung differenziert sind.

Was unterscheidet nun die in diesem Sinne undifferenzierten Gebilde von den Thymusmarkzellen, abgesehen von der Grössendifferenz? Die Form kann bei der grossen Variabilität in der Gestalt beider Elemente kaum in Betracht kommen, ebensowenig die Struktur des Kernes, die hier wie dort ohne besondere charakteristische Merkmale das gewöhnliche Bild eines bläschenförmigen, chromatinarmen Kernes darstellt. Es bleibt somit nur das verschiedene Verhalten des Plasmas übrig, das bei der Eisenhämatoxylinfärbung die fraglichen Zellen sich als dichte graue Elemente von dem lichten Bilde der Retikulumzellen abheben lässt.

Es ist damit eine Grenze gezogen, die sich in dem Moment verwischen würde, in dem sich hypertrophische Markzellen mit Verdichtung und Fibrillierung des Plasmas nachweisen liessen. In der Tat ist nun, wie oben referiert, nicht nur Hammar sondern auch Pensa zu der Ansicht gelangt, dass hypertrophische Markzellen von solcher Art existieren. Auch ich finde ab und zu Elemente, die sich wohl in diesem Sinne deuten liessen: grosse, sich durch ihren kompakten Bau vom übrigen Marke abhebende Zellen von feinfädiger Plasmastruktur. Eine solche Zelle ist in Fig. 3 abgebildet und zwar von demselben Exemplar wie Fig. 1 und 2, einem drei Wochen alten Hühnchen. Aber wenn ich bemerke, dass ich diese Zelle namentlich wegen ihrer besonders feinen Fibrillierung nicht zu den Zellen des zweiten Typus rechnen

zu dürfen glaube, so sei doch zugleich darauf hingewiesen, dass einmal auch diese Zelle nicht von schwarz gefärbten Einlagerungen frei ist, die allerdings hier eine runde Gestalt etwa wie kleine Tropfen zeigen, und dass zweitens „feinfibrillär“ und „grobfibrillär“ keine gegeneinander scharf abzugrenzenden Begriffe sind. Ich gebe also zu, dass man die nebeneinander in ein und derselben Thymusserie vorkommenden Gebilde zu einer so kontinuierlichen Reihe anordnen könnte, dass es unmöglich wäre zu sagen, ob ein betreffendes Glied dieser Reihe noch zu den quergestreiften Zellen oder schon zu den hypertrophischen Markzellen zu zählen sei. Inwieweit man aber mit Hammar berechtigt ist, diese dem Auge als Übergangsreihe erscheinende Zusammenstellung als eine echte genetische Übergangsreihe aufzufassen und somit die quergestreiften Zellen nur als besonders modifizierte hypertrophische Markzellen anzusehen, das ist eine Frage, auf die erst eingegangen werden soll, wenn nach Darlegung des tatsächlichen Befundes von verschiedenen Altersstadien eine Deutung desselben versucht wird. Doch sei hier noch auf ein Moment hingewiesen, auf das Hammar in dieser Frage neben dem Befunde von verzweigten quergestreiften Zellen ganz besonderes Gewicht legt, nämlich auf das Vorkommen feiner protoplasmatischer Verbindungsfäden zwischen den „myoiden“ und den Retikulumzellen. Wenn ich auch mit Pensa (7) darin übereinstimme, dass man öfters die quergestreiften Zellen aufs Deutlichste von der Umgebung getrennt sieht, so kann ich doch Hammars Beobachtungen von feinen protoplasmatischen Verbindungen mit dem Retikulum für eine Anzahl von Zellen des zweiten Typus durchaus bestätigen.

VI. Die quergestreiften Zellen mit zirkulärem Fibrillenverlauf (Typus III) und ihre Beziehung zu den übrigen quergestreiften Thymuszellen.

In geringer Zahl finden sich beim drei Wochen alten Hühnchen unter den quergestreiften Zellen Gebilde, die in ihrer speziellen Plasmastruktur zu allen bisher geschilderten Modifikationen eine gewisse Sonderstellung einnehmen und ihnen daher als dritter Typus an die Seite gestellt werden mögen. Es handelt sich um Elemente, die mit vielen Zellen des zweiten Typus die vorwiegend runde Gestalt gemeinsam haben, die wie diese sich aus

Fibrillen mit eingelagerten Körnchen und Stäbchen aufbauen und bei denen die Querstreifung im allgemeinen ebenfalls nur den primitiven Charakter von in gleichmässigen Abständen hintereinander aufgereihten Stäbchen zeigt. Die Fibrillen nehmen aber in ihnen einen regelmässigen zirkulären Verlauf. Stets ist dies in der Peripherie der Fall, dagegen finden sich im Zentrum der Zelle öfters undifferenziertes Plasma und ungeordnete Fädchen. Ferner sind die Fibrillen nicht nur partiell, sondern oft in ihrem ganzen Verlaufe in regelmässige Abstände von einander innehaltende Stäbchen gegliedert. Der häufig zentral liegende Kern ist in diesen Fällen von konzentrisch verlaufenden Stäbchenreihen umgeben. Seltener bestehen die konzentrischen Reihen überwiegend aus unregelmässig angeordneten Körnchen.

Indessen auch da, wo es sich um Reihen von gleichgrossen Stäbchen handelt, die sich in regelmässigen Abständen folgen, ist ein Zusammenhang der Stäbchen untereinander in der Längsrichtung häufig nicht objektiv nachzuweisen und es entsteht die Frage, ob es sich denn wirklich hier um quergestreifte Fibrillen handelt. Oder mit andern Worten: stehen diese merkwürdig gebauten Zellen mit zirkulärem Verlaufe von Stäbchenreihen in einem prinzipiellen Gegensatze zu den Repräsentanten des ersten Typus, sind sie diesen eine wahre Muskelstruktur aufweisenden Gebilden etwa als „myoide Zellen“ im eigentlichen Sinne des Wortes gegenüberzustellen?

Auf Grund meiner Befunde glaube ich diese Frage durchaus verneinen zu müssen und darlegen zu können, dass die drei aufgestellten Typen der quergestreiften Zellen der Hühnerthymus, die ihrem Gesamteindruck nach bei Durchsicht der Schnitte unwillkürlich miteinander in Beziehung gesetzt werden, auch in der Tat etwas Einheitliches darstellen. Zunächst sei nochmals bemerkt, dass die Zellen des dritten Typus zwar einen regelmässigeren Bau als die des zweiten aufweisen und in grösserer Ausdehnung quergestreift sind, dass aber die Querstreifung als solche bei beiden denselben einfachen Charakter trägt, so dass ein für die Struktur der Zellen des dritten Typus gewonnenes Resultat wohl auch auf die Elemente des zweiten Typus übertragen werden darf. Es sind ja auch diese beiden Zellarten bisher nicht scharf voneinander abgegrenzt worden. In der Schilderung Pensas (5) kann ich beiden nur die runden oder

spindelförmigen Zellen vergleichen, die dieser Autor von unregelmässig lagernden Granula durchsetzt findet, welche sich nur an einigen Stellen im Sinne einer Querstreifung anordnen. In der Darstellung Hammars würde man für beide Zelltypen sowohl bei denjenigen Rundzellen Vergleichspunkte finden, die Bündel von quergestreiften Fibrillen enthalten, welche an der Oberfläche meist zirkulär verlaufen, sich im Innern der Zelle dagegen mannigfach durchflechten, als auch bei denjenigen, für die Hammar eine deutliche Fibrillierung, aber wenig oder gar nicht hervortretende Querstreifung angibt. Bei der stets vorwiegend runden Gestalt der Zellen des dritten Typus könnte man auf die Vermutung kommen, dass es sich um Querschnitte der bandförmigen quergestreiften Zellen handeln könnte und ihre Plasmastruktur somit als eine reihenförmige Anordnung von Fibrillendurchschnitten aufzufassen wäre -- eine Annahme, die jedoch durch Schnittserien nicht bestätigt wird. Einen überzeugenden Beweis, dass die Stäbchenreihen quergestreifte Fibrillen darstellen, erblicke ich darin, dass es in einigen Fällen glückte, zwischen solchen Stäbchen je ein querverlaufendes Fädchen zu sehen, in Lage und Gestalt durchaus der mit den Zwischenscheiben der Skelettmuskulatur verglichenen Struktur der Zellen des ersten Typus entsprechend. Wären somit die Stäbchenreihen in der Tat als quergestreifte Fibrillen aufzufassen, so könnte doch in ihrem zirkulären Verlauf ein prinzipieller Gegensatz zum Verhalten der bandförmigen quergestreiften Zellen erblickt werden, die in ihrer Fibrillenrichtung ganz Skelettmuskelfasern entsprechen. Dass ein solcher Gegensatz zwischen den Zellen des ersten und dritten Typus jedoch keineswegs besteht, ergibt sich aus dem Befunde deutlicher Übergangszellen, von denen ein markantes Beispiel in Fig. 4 abgebildet ist. Man sieht eine rundliche Zelle mit breitem Zellfortsatz im ganzen von etwa flaschenförmiger Gestalt (der Kern ist in dem Schnitt nicht getroffen). Während nun in dem Zellfortsatz, der dem Flaschenhalse entsprechen würde, die quergestreiften Fibrillen in regelmässiger zueinander paralleler Anordnung und zwar in der Längsrichtung des Fortsatzes verlaufen, weichen sie am Übergange des Fortsatzes in den rundlichen Zellteil auseinander und nehmen nun die Flaschenwölbung umrankend einen zirkulären Verlauf. Das Zentrum, von einem mannigfach von feinen Fädchen

und Körnchen durchsetzten Plasma gebildet, wird nur von zwei Stäbchenreihen durchsetzt, die dicht nebeneinander liegen. Diese paarweise Anordnung findet sich auch noch an vielen andern Stellen, an denen die Fibrillen aufs deutlichste den Elementen Qu und Quh der quergestreiften Muskulatur entsprechende Strukturen aufweisen, so dass hier das von Schlater (10) gerade für die Myofibrille des Hühnerembryos beschriebene Bild der „Tetraden“ zustande kommt (in Fig. 4 unter anderem bei t). Da ferner auch Zwischenscheiben nicht fehlen, so handelt es sich hier um eine Zelle, deren Fibrillen aufs deutlichste Muskelstruktur zeigen, die aber in ihrer linken Hälfte nach dem ersten Typus gebaut ist, während die rechte Hälfte in dem vorwiegend zirkulären Verlauf der Fibrillen dem dritten Typus entsprechen würde. Diese Übergangszellen, die sich beim drei Wochen alten Hühnchen allerdings nur spärlich finden, hat offenbar auch Hammar gesehen und sie kurz als quergestreifte Fäden erwähnt, die Fortsätze rundlicher Zellen darstellen. Bei Pensa finde ich bezüglich der quergestreiften Zellen mit zirkulärem Fibrillenverlaufe und ihrer Übergänge zu parallelfaserigen Gebilden in der Darstellung der quergestreiften Zellen der Vogelthymus keine Vergleichspunkte, wohl aber ist dies der Fall bei seinen Befunden, die sich auf Amphibien und Reptilien beziehen und auf die am Anfang meiner Arbeit in dem historischen Überblick bereits eingegangen wurde. Allerdings sind die hier beschriebenen runden Zellformen mit zirkulärem Fibrillenverlauf insofern regelmässiger gebaut, als sich die Querscheiben der konzentrischen Kreise decken, so dass das Gesamtbild einer um den zentral liegenden Kern radiär angeordneten Streifung entsteht.

VII. Das Verhalten der quergestreiften Thymuszellen in verschiedenen Alters- und Entwicklungsstadien von Gallus domesticus Briss.

Aus obiger Darstellung dürfte hervorgehen, dass ein durchgreifender Unterschied in der Struktur und Anordnung der Querstreifung bei den verschiedenen Typen der fraglichen Thymuszellen nicht besteht. Wenn es somit wahrscheinlich ist, dass die verschiedenen aufgestellten Typen in einem Verwandtschaftsverhältnis zueinander stehen, so kann doch die Frage, welcher Art

dieses Verwandschaftsverhältnis ist, nur aus der Beobachtung verschiedener Altersstadien und nicht aus Befunden, die im selben Entwicklungsstadium nebeneinander bestehen, erschlossen werden. Es mögen daher in diesem Sinne mit dem drei Wochen alten Hühnchen, das bisher der Darstellung zugrunde gelegt wurde, von den 14 untersuchten Altersstadien diejenigen, welche die markantesten Resultate darbieten, eingehender verglichen werden (es wurden Stadien vom 14., 17., 18., 19., 21. Embryonaltag, Postembryonalstadien vom 2., 8., 14. Tage, von drei Wochen, fünf Wochen, vom 2., 4., 6. Monat sowie von sechs Jahren untersucht).

Während beim drei Wochen alten Hühnchen die Zellen des dritten Typus an Zahl sehr gegen die der beiden andern Typen zurücktreten und die Übergangszellen zwischen erstem und dritten Typus ganz besonders spärlich sind, finden sich letztere in den folgenden Entwicklungsstadien obiger Reihe bedeutend häufiger. Bei einem sechs Monate alten Hahn sind schliesslich die Elemente mit zirkulärem Fibrillenverlauf (dritter Typus) die Hauptrepräsentanten der quergestreiften Zellen, gegen die die bandförmigen Zellen an Menge zurücktreten. Auch kann es keinem Zweifel unterliegen, dass von den nur partiell im Sinne einer Querstreifung differenzierten Zellen (zweiter Typus) sich nun ganz vorwiegend runde Formen finden. Stets eine scharfe Grenze zwischen Repräsentanten des zweiten und dritten Typus zu ziehen, ist darum in diesem Stadium noch weniger möglich als in den vorausgehenden.

Bei dem ältesten untersuchten Objekt, einem mindestens sechs Jahre alten Hahn, der nach Befiederung und biologischem Verhalten für eine hahnenfiedrige Henne gehalten wurde, liessen sich im frischen Zupfpräparat wohl eine Menge grosser runder Zellen im Thymusgewebe nachweisen, doch war von Querstreifung nichts an ihnen zu sehen. Am Schnittpräparat gelang es mit Mühe, einige wenige faserförmige Gebilde aufzufinden, die etwas von Querstreifung erkennen liessen. Im übrigen zeigte sich die ganze Thymus von grossen (bis zu 25 μ im Durchmesser betragenden) bei der Heidenhainschen Eisenhämatoxylinfärbung in dunkelgrauer Farbe hervortretenden, runden Zellen durchsetzt, in denen eine Plasmastruktur in Form eines ganz unregelmässigen Gitterwerkes, das sich aus feinen Fädchen und Körnchen zusammensetzt,

sichtbar war. Vier Repräsentanten dieser Zellen sind in Fig. 5 der Tafel dargestellt. Nur an einigen Zellen findet sich eine partielle Querstreifung, wie sie in Fig. 5 bei qu in Gestalt hell glänzender, in regelmässiger Folge aufgereihter Scheibchen hervortritt.

Aus diesen Befunden bei älteren Stadien von Gallus domesticus scheint hervorzugehen, dass mit zunehmendem Alter die quergestreiften Thymuszellen immer mehr runde Gestalt annehmen und schliesslich, soweit sie vollständig quergestreift waren, diese Struktur grösstenteils verlieren. Insbesondere ergibt sich, dass die Übergangsformen zwischen dem ersten und dritten Typus so zu deuten sind, dass die bandförmigen quergestreiften Zellen des ersten Typus sich in die runden, einen zirkulären Verlauf quergestreifter Fibrillen aufweisenden Formen des dritten Typus umwandeln — eine Erscheinung, die mit zunehmendem Alter immer häufiger eintritt. Zum Teil sind die runden Zellformen älterer Hühnerstadien aber sicherlich auch von den Zellen des zweiten Typus abzuleiten, die schon beim drei Wochen alten Hühnchen nur partielle oder gar keine Querstreifung zeigten.

Über das Verhältnis der regelmässig quergestreiften bandförmigen Zellen des ersten Typus zu den höchstens partiell quergestreiften, ganz unregelmässig gebauten Formen des zweiten Typus, die beim drei Wochen alten Hühnchen in so grosser Menge nebeneinander vorkommen, hat die Untersuchung älterer Hühnerstadien dagegen einen Aufschluss nicht gebracht.

Bei jüngeren Stadien von Gallus domesticus — der Darstellung sei der Befund von einem achttägigen Küken zugrunde gelegt — sind die bandförmigen regelmässig quergestreiften Zellen in grosser Menge verhanden. Die Formen vom zweiten Typus, kenntlich an der partiellen Einlagerung quergestreifter Fibrillen, haben einen bedeutend weniger dichten Bau als bei älteren Hühnern. Sie tingieren sich nur schwach bei der Heidenhainschen Eisenhämatoxylinfärbung, zeigen keine wirre Durchflechtung grober Fibrillen, sondern ein feinfädiges und von eingelagerten Körnchen freies Plasma. Eine scharfe Grenze zwischen ihnen und „hypertrophischen Markzellen" zu ziehen, wäre darum in diesem Stadium noch weniger möglich als bei älteren Hühnern. In der Tat finden sich nun neben ihnen eine ganze Menge auch nicht einmal partiell im Sinne einer Querstreifung differenzierter

Zellen, die sich von den Retikulumzellen durch stets kompaktes Gefüge und durch ihre Grösse abheben. Auffallend ist, dass eine ganze Anzahl dieser im Sinne einer Querstreifung undifferenzierten Gebilde nicht eine vorwiegend runde, sondern die längliche Gestalt einer breiten Faser sowie eine undeutliche Längsstreifung zeigt. Letztere resultiert aus einer ziemlich regelmässig parallelen Anordnung von Fibrillen.

Bei einem zwei Tage alten Küken, das demselben Gelege wie das achttägige Hühnchen entstammte, weicht der Befund in folgenden Punkten ab. Es fanden sich überraschend wenige bandförmige Zellen von so regelmässiger Querstreifung, wie sie dem ersten Typus in seiner schönsten Ausbildung entsprechen würden. Dagegen zeigten sich grosse, eine undeutliche Längsstreifung aufweisende Zellen länglicher Gestalt, wie sie oben für das achttägige Küken geschildert wurden, in zahlreicher Menge. Während diese Gebilde bei dem älteren Schwesterküken aber gar nicht im Sinne einer Querstreifung differenziert waren, fanden sich bei dem zweitägigen Hühnchen bei einer ganzen Anzahl dieser Zellen Strukturen, die meines Erachtens nach als Überrest einer regelmässigen Querstreifung zu deuten sind. Es handelt sich teils um quer zur Längsrichtung der Zellen angeordnete Reihen feiner Körnchen, teils um Fäden, die in ziemlich weiten Abständen (etwa dem Abstande zweier Zwischenscheiben einer regelmässig quergestreiften Zelle des ersten Typus entsprechend) die faserförmigen Zellen in ihrer ganzen Breite durchziehen. Diese Strukturen sind oft sehr schwach ausgeprägt und zum Teil erst bei sorgfältigster Untersuchung zu entdecken.[1] Oft durchsetzen sie die ganze Zelle, mindestens aber einen Zellteil in seiner ganzen Breite.

Hierdurch unterscheiden sich diese Gebilde von den Zellen des zweiten Typus, die nur an wenigen Stellen die Einlagerung einiger quergestreifter Fibrillen aufweisen und schliessen sich enger an die in ihrer ganzen Ausdehnung quergestreiften Zellen des ersten Typus an. Eine Ableitung von diesen wird um so wahrscheinlicher, als sich eine ganze Anzahl sicher zum ersten Typus gehöriger Zellen finden, deren Querscheiben sich nur

[1]) Dieser Befund trat bei noch so intensiver Färbung und Beizung und kürzester Extraktion sowohl nach Flemming- wie nach Tellyesniczky-Fixation ein.

ungemein blass färben lassen. Dazu kommt, dass häufiger als in andern Altersstadien die oben geschilderten Modifikationen des ersten Typus auftreten, bei denen entweder die Querstreifung nur aus ganz feinen, die Faser in ihrer ganzen Breite durchsetzenden, dicht nebeneinander liegenden Querlinien besteht oder bis auf die Linien der Zwischenscheiben sehr undeutlich ist.

Bei älteren Embryonalstadien, so bei einem Hühnchen vom 21. Tage der Bebrütung, das eben die Eischale zu durchbrechen begann, fand ich übereinstimmend mit den embryologischen Resultaten von Pensa prachtvoll quergestreifte langgestreckte Spindelzellen mit oft zentral liegendem Kerne, die in diffuser Verteilung die äusseren Partien des Thymusmarkes durchsetzten. Dass diese in ihrer ganzen Ausdehnung quergestreiften und oft in prägnantester Weise in Quer- und Zwischenscheiben gegliederten Spindelzellen die Jugendformen der quergestreiften Zellen des ersten Typus sind, kann für mich, entsprechend der Ansicht von Pensa, keinem Zweifel unterliegen. Auffallend war, dass die quergestreiften Spindelzellen sich oft in der Nachbarschaft von Blutgefässen und in paralleler Lage zu diesen fanden. Neben den regelmässig quergestreiften Elementen fanden sich indessen eine ganze Anzahl durch Grösse und kompaktes Gefüge sich von den Markretikulumzellen abhebende Zellen von wechselnder Form und darunter einige mit partieller Querstreifung — Gebilde, die im allgemeinen nicht langgestreckt waren und die schmalen quergestreiften Spindelzellen meist beträchtlich an Breite übertrafen.

VIII. Die Ableitung der quergestreiften Thymuszellen von Myoblasten.

Von den Resultaten, die sich aus der Reihe jüngerer Hühnerstadien ergeben, ist zweifellos das wichtigste, dass diejenigen unter den quergestreiften Zellen, deren Ausbildung in der Thymus am merkwürdigsten erscheinen musste, da sie in allen Struktureinzelheiten sich aufs beste quergestreiften Muskelzellen vergleichen liessen, bei Embryonen auf in ihrer ganzen Ausdehnung quergestreifte Spindelzellen, auf Myoblasten ähnliche Gebilde also und keineswegs auf hypertrophische Markzellen zurückführen. Die Untersuchung eines zwei Tage alten Fasanenkükens sowie eines 30tägigen Entenmischlingsembryos (Cairina moschata (L.) — Anas boschas var. dom. L.) hat dieses Resultat durchaus bestätigt.

Weniger klar erscheint die Genese der partiell quergestreiften Zellen des zweiten Typus. Wenn die Befunde beim zweitägigen Hühnchen nicht eine individuelle Variation darstellen, sondern in voller Ausdehnung mit den beim achttägigen Hühnchen gewonnenen Resultaten verglichen werden dürfen — und die Berechtigung dazu scheint mir darin zu liegen, dass es sich um Küken der gleichen Brut handelt — so würde man folgern müssen, dass bei den regelmässig quergestreiften Zellen sehr früh Rückbildungserscheinungen auftreten. [1]) Damit wäre die Möglichkeit gegeben, partiell quergestreifte Zellen als reduzierte Formen aufzufassen, die ihrer regelmässigen Querstreifung verlustig gegangen sind, aber die Fähigkeit, quergestreifte Fibrillen auszubilden, nicht völlig verloren hätten. Indessen liessen sich schon beim zwanzigtägigen Hühnerembryo einige partiell quergestreifte Zellen nachweisen, und es war nicht möglich, sie scharf von gänzlich undifferenzierten Zellen abzugrenzen, die sich ihrerseits durch Grösse und kompakten Bau vom Markretikulum abhoben.

Diese Tatsachen lassen doch die Annahme nicht von der Hand weisen, dass eine Anzahl der partiell quergestreiften Zellen des zweiten Typus nicht von Elementen, die zu irgend einem Zeitpunkt der Entwicklung regelmässig quergestreift waren, sondern direkt von undifferenzierten Zellen abzuleiten wären.

Der hier durchgeführte Vergleich verschiedener Altersstadien führt bezüglich der partiell quergestreiften Formen zu derselben Reihe von Zellen, die ich in der Thymus älterer Hühnchen in Übereinstimmung mit Hammar und im Gegensatz zu Pensa (7) fand, d. h. zu einem kontinuierlichen Übergang von partiell quergestreiften zu gänzlich undifferenzierten Elementen und zu der Unmöglichkeit, letztere scharf von denjenigen Zellen abzugrenzen, die Hammar und Pensa übereinstimmend als hypertrophische resp. grosse Thymusepithelzellen auffassen. So sehr ich nun auch noch in einigen andern hierher gehörigen

[1]) Ferner würde auf eine postembryonale Vermehrung des Überrestes der regelmässig quergestreiften Zellen geschlossen werden müssen. Mit dieser Schlussfolgerung stimmt die Tatsache aufs Beste überein, dass ein zweitägiges Fasanenküken in der Thymus zwar prachtvoll quergestreifte Spindelzellen enthielt, aber diese nur in sehr geringer Zahl aufwies, während ich bei ausgewachsenen Fasanen stets eine ungemein grosse Menge quergestreifter Zellen gefunden habe.

Punkten des tatsächlichen Befundes, z. B. in der Frage des Vorkommens von protoplasmatischen Verbindungsfäden zwischen den quergestreiften und den Retikulumzellen mit Hammar übereinstimme, so wenig kann ich die Schlüsse Hammars als beweiskräftig anerkennen und dementsprechend vermag ich hier keinen zwingenden Grund zu sehen, auch nur die partiell quergestreiften Thymuszellen als besonders differenzierte hypertrophische Markzellen deuten zu müssen.

Vielmehr glaube ich, dem tatsächlichen Befund ebenso gut die Hypothese zugrunde legen zu dürfen, dass die undifferenzierten Zellen, in denen sich später eine partielle Querstreifung entwickelt, Myoblasten sind mit sehr geringer Tendenz, Muskelfibrillen auszubilden. Diese Annahme scheint mir sogar berechtigter zu sein, da sie mit den allgemeinen Gesetzen der Embryologie im Einklang bleibt und nicht wie die Hypothese Hammars zu der einzig dastehenden Ausnahme führt, dass Elemente von der Morphologie der quergestreiften Muskulatur aus entodermalen Zellen hervorgehen. Die hier vertretene Deutung zieht nicht die befremdende Konsequenz nach sich, die unter die Thymuszellen verteilten Myoblasten in zwei ganz verschiedene Arten teilen zu müssen in solche, die in sehr vollkommner Weise sich in Myofibrillen differenzieren und in andere, die wenn überhaupt erst spät und dann nur partiell quergestreifte Fibrillen ausbilden. Sie stützt sich im Gegenteil auf die schon zwischen dem zweiten und achten Postembryonaltag beobachteten Rückbildungen der Querstreifung bei ursprünglich gänzlich quergestreiften Zellen und weiter auf die für ältere Stadien als Modifikationen der Zellen des ersten Typus beschriebenen Formen mit partiellem Verlust der Querstreifung, sowie auf die eingreifenden Strukturmetamorphosen der quergestreiften Zellen bei alten Hühnern. Es würden demnach Myoblasten anzunehmen sein, die eine sehr geringe Tendenz zur Ausbildung von Myofibrillen haben, ferner andere, die sich zwar ganz in quergestreifte Fibrillen differenzieren, aber diese Struktur sehr bald wieder einbüssen, drittens solche, die noch später einen teilweisen Verlust der Querstreifung erfahren und schliesslich diejenigen, deren Querstreifung sich erst in spätem Alter zurückbildet. Bedenkt man, wie merkwürdige Formen und Plasmastruktur später auch die regelmässig quergestreiften bandförmigen Zellen in Gestalt der Elemente des dritten Typus und

der unregelmässige Fibrillengitter aufweisenden Rundzellen des ältesten untersuchten Hühnerstadiums darbieten, so kann es nicht wunderbar erscheinen, wenn diejenigen unter den fraglichen Zellen, die von vornherein eine nur sehr geringe Tendenz zur Ausbildung von Myofibrillen haben, schon sehr früh unregelmässige Gestaltung annehmen und die Myoblastenform verlieren.

Mag ein Teil der grossen undifferenzierten Zellen aus der Thymus älterer Hühnerembryonen und der feinfädigen Elemente späterer Stadien, von denen ein Beispiel in Fig. 3 abgebildet ist, in der Tat „hypertrophische Markzellen" sein, obschon sie sich von einer grossen Zahl der Retikulumzellen nicht nur durch die Grösse. sondern auch durch den kompakten Bau unterscheiden! Da es zurzeit nicht möglich ist, für die Struktur der Thymusmarkzellen etwas besonders Charakteristisches anzugeben und die fraglichen hypertrophischen Zellen namentlich im Bau des Plasmas wie des Kernes ein Verhalten zeigen, wie es sich auch bei vielen andern Gewebszellen findet, so kann ich der Unmöglichkeit, die am wenigsten im Sinne von Muskelzellen differenzierten Formen des zweiten Typus stets von den „hypertrophischen Markzellen" scharf abzugrenzen, nicht eine prinzipielle Bedeutung beimessen, wie es Hammar tut.

Die gelegentlich auftretenden verzweigten Formen quergestreifter Zellen ferner, die nach Hammar ein weiteres Indizium für die Genese der myoiden Zellen aus dem Retikulum bilden, scheinen mir eine ungezwungene Erklärung in der Verteilung unter die Thymuszellen und den dadurch gegebenen besonderen Wachstumsverhältnissen zu finden.

Schliesslich sollen die protoplasmatischen Verbindungsfäden zwischen myoiden und Retikulumzellen dafür sprechen, dass die quergestreiften Zellen ein integrierender Bestandteil des Retikulums sind. Das gelegentliche Vorkommen solcher plasmatischer Verbindungen hat bei der Annahme eines Einschlusses von Muskelzellen in das Plasmanetz des Thymusmarkes nichts Auffälliges. Auch sind von Schuberg (11) direkte protoplasmatische Verbindungen zwischen genetisch ganz getrennten Geweben (Epithel und Bindegewebszellen des Axolotls) beobachtet worden.

Für das Wesentlichste zur Beurteilung der schwierigen Frage der partiell quergestreiften Zellen (zweiter Typus) halte ich indessen Folgendes: Die Behauptung, dass die myoiden Zellen von

den Markretikulumzellen abzuleiten wären, ist von Hammar ganz allgemein für alle Modifikationen der quergestreiften Thymuszellen aufgestellt worden. Wie ich dargelegt zu haben glaube, kann jedoch diese Ansicht überhaupt nur hinsichtlich der partiell quergestreiften Zellen diskutiert werden. Je überzeugender sich aber zeigen lässt, dass die in ihrer ganzen Ausdehnung regelmässsig quergestreiften Zellen (erster Typus) sich nicht nur auf myoblastenähnliche Zellen innerhalb der Thymus zurückführen lassen, sondern dass diese Ausgangsformen in der Tat sekundär in die Thymusanlage hineingeraten sind, um so mehr Licht wird auch in das dunkle Gebiet der partiell quergestreiften Zellen fallen und um so berechtigter eine Auffassung erscheinen, die alle quergestreiften Thymuszellen als Muskelzellen deutet.

IX. Indizien für die Genese der Thymusmyoblasten. Der Einschluss von quergestreiften Muskelfasern in die Selachierthymus.

Es kann nun keinem Zweifel unterliegen, dass für Untersuchungen betreffs der eben aufgeworfenen Frage die Verhältnisse bei Hühnerembryonen recht schwierig liegen. Übereinstimmend mit Pensa habe ich ein Einwachsen von quergestreiften Muskelfasern aus der Umgebung in die Thymus nicht gesehen. Die Beobachtung Pensas, dass zu einer Zeit, in der die Skelettmuskulatur bereits aufs deutlichste Querstreifung zeigt, in der Thymus noch nichts von quergestreiften Elementen zu entdecken ist, kann ich für einen 15 tägigen Embryo vollkommen bestätigen. Das erste Auftreten der Spindelzellen finde ich etwas später als Pensa. Erst bei einem 18 tägigen Embryo konnte ich schmale, sich mit der Heidenhainschen Eisenhämatoxylinmethode intensiv schwärzende Spindelzellen einzeln zwischen den Thymuselementen entdecken, die ebenso wie die quergestreiften Spindelzellen des 20 tägigen Embryos im wesentlichen dem Verlaufe der Gefässe folgten.

Bei einem 30 tägigen Entenmischlings-Embryo (Cairina moschata (L.) ♂ — Anas boschas var. dom. L. ♀), den ich der Freundlichkeit von Herrn Privatdozenten Dr. Poll verdanke, fanden sich fast gar keine Zellen, die als hypertrophische Markzellen hätten gedeutet werden können, wohl aber eine grosse Menge quergestreifter schmaler Spindelzellen, die nur selten

einzeln, meist in dichten Zügen zusammenlagen und zwar stets entlang grösserer Blutgefässstämme Diese Lagebeziehung erscheint wichtig, wenn man erwägt, dass das die Gefässe umhüllende Bindegewebe sich in die bindegewebigen Septen fortsetzt, die die einzelnen Thymusläppchen voneinander trennen. Die Untersuchung auf jüngere Entenembryonen auszudehnen war mir zurzeit noch nicht möglich.

Das bisher stets vergeblich gesuchte Einwachsen von Elementen der quergestreiften Muskulatur in die Thymus und damit das gewichtigste Indizium für die hier vertretene Auffassung der quergestreiften Thymuszellen konnte ich — bereits mit dem Schreiben der Arbeit beschäftigt — in der Haifischthymus auffinden. Während Pensa (6) in seiner ausführlichen Untersuchung über die Entwicklung der Froschthymus zu dem Resultate kam, dass sich ein Myoblastenstrang dicht an die Thymus anlegt, und es für wahrscheinlich hielt, dass die hier schwer von den Thymuszellen unterscheidbaren jungen Myoblasten zum Teil in die Thymus hineingeraten, handelt es sich bei Scyliium canicula Cuv. um einen ausgesprochenen Durchwachsungsprozess von Thymusläppchen und ausgebildeten Muskelfasern. Sowohl in einer Serie eines 7 cm wie eines 6 cm langen Embryos von Scyllium canicula fanden sich Züge quergestreifter Muskelfasern, deren direkte Fortsetzung in die Muskulatur der Umgebung leicht zu beobachten war, an zahlreichen Stellen tief in die bindegewebigen Septen zwischen den Thymusläppchen eingelagert. Es wurde geradezu der Eindruck erweckt, als hätten die Muskelfasern etwa in dem Sinne bei der Gliederung der Thymusanlage in Läppchen mitgewirkt, dass die wachsende Thymus an den Stellen, wo sie auf Muskelzüge stiess, in ihrer Ausbreitung gehemmt wurde, in den Zwischenräumen dagegen sich stärker ausdehnen konnte. Die Thymus eines jungen Postembryonalstadiums von Scyllium stellare (L.) Günth. zeigte nicht wie beim Embryo locker gelagerte, sondern dicht nebeneinander gefügte Läppchen. Als vorläufiges Resultat ergab sich bereits auf den ersten Schnitten an einigen Stellen die Einlagerung quergestreifter Muskelfasern in die schmalen, die Läppchen trennenden Bindegewebssepten. Eine Untersuchung, die diese Befunde genauer verfolgen und sie auf verschiedene Entwicklungsstadien und Gattungen von Selachiern ausdehnen will, ist im Gange.

Die Beobachtung, dass bei Scyllium ein embryonaler Durchwachsungsprozess zwischen Thymusläppchen und Muskulatur zu einem bleibenden Einschluss von Muskelfasern in die Thymus führt, stützt in gewichtiger Weise die Ansicht, dass auch bei Vögeln, Reptilien und Amphibien es sich bei den quergestreiften Thymuszellen um Muskelzellen handelt, die sekundär in die Thymusanlage hineingelangt sind und dass ihre verschiedenen Umwandlungsformen somit als eine Art Sarkolyten aufzufassen sind. Es sei hier darauf hingewiesen, dass auch in Arbeiten über Rhabdomyome (Ribbert [8], Wolfensberger [12]) eine ungemeine Polymorphie der die Tumoren zusammensetzenden Zellen betont wird. Es finden sich nebeneinander gänzlich quergestreifte Fasern, Elemente mit partieller Querstreifung und, was hier von besonderem Interesse ist, auch Rundzellen mit konzentrischer Streifung, also zirkulärem Fibrillenverlauf — demnach Formen, die sich aufs beste mit den quergestreiften Thymuszellen vergleichen lassen.

Erscheinen somit die quergestreiften Zellen der Thymus ohne den Nimbus, in wunderbarer Weise muskulär differenzierte entodermale Thymuszellen zu sein, so erweckt doch ihr, wie es scheint, regelmässiges Vorkommen in der Thymus von Vögeln, Reptilien, Amphibien, ihr Nachweis bei dem Teleostier Lophius piscatorius und nun auch bei Selachiern ein hohes Interesse.

Zusammenfassung der gewonnenen Resultate.

1. Die quergestreiften Zellen der Vogelthymus wurden in grösster Menge bei den Hühnervögeln und zwar am reichlichsten beim Fasan (Phasianus colchicus L.) gefunden.

2. Unter den quergestreiften Zellen der Hühnerthymus lassen sich die bandförmigen in ihrer ganzen Ausdehnung regelmässig quergestreiften Zellen (Formen des ersten Typus) aufs beste mit quergestreiften Muskelzellen vergleichen. Ihre Gliederung in Strukturen, die den Querscheiben Qu, den Zwischenscheiben Z, sowie den Aufhellungszonen Quh der Muskelhistologie entsprechen, sodann der Nachweis, dass die Elemente der Querstreifung Teile längs verlaufender Fibrillen sind und öfters in einer für die Myofibrille des Hühnerembryos als charakteristisch beschriebenen Anordnung auftreten (Tetradenfiguren), die Möglichkeit ferner,

die Querstreifung schon im frischen Präparat infolge des regelmässigen Abwechselns von Schichten verschieden starker Lichtbrechung zu sehen, sowie schliesslich der durch Polarisieren erbrachte Nachweis doppelbrechender Substanz in ihnen, sprechen durchaus dafür, dass die bandförmigen quergestreiften Thymuselemente echte Muskelzellen sind.

3. Mit dieser Auffassung stimmt die Tatsache aufs Beste überein, dass sie sich bei älteren Hühner- und Entenembryonen auf Myoblasten ähnliche Gebilde, in ihrer ganzen Ausdehnung quergestreifte Spindelzellen, zurückführen lassen.

4. Ein Einwachsen von quergestreiften Muskelzellen in die Thymus wurde beim Hühnerembryo nicht beobachtet, die quergestreiften Spindelzellen konnten vielmehr nur in diffuser Verteilung in den äusseren Schichten des Thymusmarkes, aber hier oft in paralleler Lagerung zu Blutgefässstämmen neben diesen nachgewiesen werden. Bei einem Entenmischlingsembryo (Cairina moschata (L.) ♂ — Anas boschas var. dom. L. ♀) fanden sich die quergestreiften Spindelzellen in dichten Zügen neben den Gefässen der äusseren Partien des Thymusmarkes und liessen sich bis zu den Stellen, an denen das Bindegewebe der Gefässe in die interlobulären Bindegewebssepta der Thymus übergeht, verfolgen.

5. Bei Selachiern (Embryonen von Scyllium canicula Cuv. von 5 und 6 cm Länge) liess sich das Hineingeraten ausgebildeter quergestreifter Muskelfasern in die bindegewebigen Scheidewände zwischen den Thymuslobuli infolge eines Durchwachsungsprozesses von Muskulatur und Thymusläppchen aufs deutlichste nachweisen, und bei einem jungen Postembryonalstadium von Scyllium stellare (L.) Günth. konnten im Innern der Thymus in die Bindegewebssepten eingeschlossene quergestreifte Muskelfasern beobachtet werden.

6. Weniger klar erscheint die Ableitung der nicht langgestreckten partiell quergestreiften Zellen des zweiten Typus, da sie kontinuierlich in gar nicht im Sinne einer Querstreifung differenzierte Formen übergehen und sich zum Teil auch aus nicht quergestreiften Zellen zu entwickeln scheinen. In der Unmöglichkeit, diese nicht im Sinne einer Querstreifung differenzierten Elemente von „hypertrophischen Markzellen“ abgrenzen zu können, kann bei dem Mangel charakteristischer Merkmale ebensowenig ein Beweis für die Genese der quergestreiften Zellen aus dem

Thymusepithel erblickt werden, wie in dem Bestehen von plasmatischen Verbindungsfäden zwischen quergestreiften und Retikulumzellen. Eine Hypothese, die die partiell quergestreiften Zellen als Myoblasten auffasst, die von vornherein eine sehr geringe Tendenz zur Ausbildung von Myofibrillen haben, erscheint somit berechtigter, zumal auch an den ursprünglich gänzlich quergestreiften Zellen mannigfaltige Rückbildungen und Metamorphosen beobachtet wurden.

7. Mit zunehmendem Alter der untersuchten Exemplare von Gallus domesticus Briss. nehmen alle quergestreiften Zellen immer mehr runde Form an, insbesondere gehen die regelmässig quergestreiften bandförmigen Zellen in runde Zellen mit zirkulärem Verlauf quergestreifter Fibrillen (Zellen des dritten Typus) über. Bei dem ältesten Stadium, einem auf mindestens sechs Jahre geschätzten Hahn, fanden sich von den fraglichen Elementen fast nur grosse Rundzellen mit unregelmässigem Fibrillengitter und ab und zu einem Überrest von Querstreifung.

8. Die ungemein grosse Polymorphie der quergestreiften Thymuszellen entspricht dem an den Elementen der Rhabdomyome beobachteten Verhalten.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Prof. Dr. O. Hertwig, der die Anregung zur vorliegenden Untersuchung gab, spreche ich meinen herzlichsten Dank aus für das freundliche Interesse und die wertvolle Unterstützung, die er der Arbeit zu Teil werden liess. Desgleichen bin ich Herrn Prof. R. Krause und Herrn Privatdozenten Dr. Poll zu grossem Danke verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

1. Glas, E.: Zur Frage der Sarcolyse. Anat. Anz., Bd. XXVI, 1905.
2. Hammar, J. A.: Zur Histogenese und Involution der Thymusdrüse. Anat. Anz., Bd. XXVII, 1905.
3. Heidenhain, M.: Struktur der kontraktilen Materie. 1. Struktur der quergestreiften Muskelsubstanz. Anatom. Hefte, zweite Abteilung, (Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte), Bd. VIII, 1898.
4. Mayer, S.: Zur Lehre von der Schilddrüse und Thymus bei den Amphibien. Anat. Anz., Bd. III, 1888.
5. Pensa, A.: Osservazioni a proposito di una particolarità di struttura del Timo. Nota preventiva. Bolletino della Società medico-chirurgica di Pavia — 18 luglio 1902.
6. Derselbe: Ancora a proposito di una particolarità di struttura del Timo ed osservazioni sullo sviluppo del Timo negli Anfibii Anuri. Bolletino della Società medico-chirurgica di Pavia — 22 Gennaio 1904.
7. Derselbe: Osservazioni sulla struttura del Timo. Anat. Anz., Bd. XXVII, 1905.
8. Ribbert: Zur Kenntnis der Rhabdomyome. Virch. Archiv, Bd. CXXX, 1892.
9. Schaffer, G.: Über den feineren Bau der Thymus und deren Beziehungen zur Blutbildung. Vorläufige Mitteilung. Sitzungsber. d. Math.-Naturw. Klasse d. Kais. Akad. d. Wiss., Bd. CII, Abt. III, Wien 1893.
10. Schlater, G.: Histologische Untersuchungen über das Muskelgewebe. 1. Die Myofibrille des Hühnerembryos. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickl., Bd. LXVI, 1905.
11. Schuberg: Untersuchungen über Zellverbindungen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXIV, 1903.
12. Wolfensberger: Rhabdomyom der Speiseröhre. Beitr. von Ziegler, Bd. XV, 1894.

Figurenerklärung der Tafel XII.

Die Figuren wurden mit dem Abbéschen Zeichenapparat in der Höhe des Objekttisches unter Benutzung von Leitz hom. Imm. $^{1}/_{12}$, Ocular III, gezeichnet. Die Vergrösserung ist für sämtliche Figuren die gleiche 1100 : 1. Die Ausführung erfolgte unter Mithülfe von Fräulein M. Techow.

Die in Fig. 1—4 dargestellten Zellen entstammen der Thymus eines drei Wochen alten Hühnchens.

Fig. 1 stellt eine regelmässig quergestreifte bandförmige Zelle dar (I. Typus), die eine deutliche Gliederung in Quer- und Zwischenscheiben und an einigen Stellen auch in den Querscheiben die Aufhellungszonen aufweist. Bei k der Kern der Zelle, der von einer Schicht undifferenzierten Plasmas umgeben ist. h eine gleichfalls in die Gruppe der quergestreiften Elemente gehörige Zelle, deren spezielle Plasmastruktur

aber infolge starken Differenzierens der Heidenhainschen Eisenhämatoxylinfärbung nicht deutlich zu sehen ist. Bei e ist unter die die quergestreifte Zelle umgebenden Thymusmarkzellen eine Gruppe eosinophiler Zellen eingelagert. Fixation Tellyesniczkysche Flüssigkeit.

Fig. 2 stellt, wie die Schnittserie ergibt, eine partiell quergestreifte Zelle vom II. Typus dar. Der Kern ist in dem abgebildeten Schnitt nicht getroffen. Fixation Flemmingsche Flüssigkeit. Färbung Eisenhämatoxylin nach Heidenhain.

Fig. 3 veranschaulicht eine zweikernige Zelle z von feinfädiger Struktur, die als „hypertrophische Markzelle“ aufgefasst werden kann. In ihrer Nähe liegt bei s ein im wesentlichen parallelfaseriger Strang mit aufgelockerten Fibrillen und undeutlicher Abgrenzung — ein Bild, wie es ähnlich als letztes Produkt der Degeneration der bandförmigen quergestreiften Zellen beobachtet wurde. Fixation und Färbung wie bei der in Fig. 2 abgebildeten Zelle.

Fig. 4 stellt eine Übergangszelle vom I. zum III. Typus dar, da die in Quer- und an einigen Stellen auch in Zwischenscheiben gegliederten Fibrillen links in paralleler, rechts in zirkulärer Anordnung verlaufen. Durch paarweise Zusammenordnung der Fibrillen und Differenzierung der Aufhellungszonen in den Querscheiben entstehen an verschiedenen Stellen, so bei t, Tetradenfiguren. Ein zu der Zelle gehöriger Kern ist in dem Schnitt nicht getroffen. In grosser Menge sind protoplasmatische Verbindungsfäden zwischen der quergestreiften Zelle und den angrenzenden Zellen des Markretikulums zu sehen. Fixation Tellyesniczkysche Flüssigkeit. Färbung Eisenhämatoxylin nach Heidenhain.

Fig. 5 stellt vier Zellen mit unregelmässiger Einlagerung von Fädchen und Körnchen aus der Thymus eines sechsjährigen Hahnes dar, von denen die eine bei qu noch einen Überrest der Querstreifung (regelmässige Folge glänzender Scheibchen) erkennen lässt. Fixation Flemmingsche Flüssigkeit. Färbung Eisenhämatoxylin nach Heidenhain.

Zur Kenntnis der Spermien der Cetaceen.

Von
E. Ballowitz in Münster i. W.

Hierzu Tafel XIII.

Die Spermien der Cetaceen sind ihrer Grösse, Form und Struktur nach bis jetzt noch völlig unbekannt geblieben. Waldeyer[1]) hebt in seiner übersichtlichen Zusammenstellung der Samenkörper der Mammalia hervor, dass er aus der Ordnung der Cetacea in der ihm zugänglichen Literatur keinen Angaben begegnet ist.

Auch die neuesten Veröffentlichungen von G. Retzius,[2]) welche die Beschreibung der Samenkörper von Vertretern mehrerer Ordnungen der Säugetiere gebracht haben, enthalten darüber keine Mitteilungen.

Diese Unkenntnis erklärt sich wohl unzweifelhaft durch die grosse Schwierigkeit, von Waltieren frisches Untersuchungsmaterial zu erhalten.

Es war daher schon längst mein Bemühen, in den Besitz frisch erlegter, männlicher Cetaceen zu kommen, um die Spermien dieser Mammalien-Ordnung untersuchen zu können. Schon während meines langjährigen Aufenthaltes an der Ostseeküste zur Zeit meiner Wirksamkeit an der Universität Greifswald habe ich wiederholt Gelegenheit gehabt, in der benachbarten Ostsee von den Fischern gefangene männliche Exemplare von Phocaena communis zu zergliedern, ich fand aber in ihren Hoden und Nebenhoden niemals Samenkörper.

Erst während eines Aufenthaltes in Norwegen in den Monaten August und September hatte ich kürzlich das Glück, die Spermien von Phocaena zu entdecken. Wie Herr James A. Grieg, Konservator am Museum in Bergen, mir persönlich mitteilte, fällt die Brunstzeit der in den Fjorden bei

[1]) W. Waldeyer: Die Geschlechtszellen. In Oscar Hertwig, Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Erste Lieferung. Jena 1901. pg. 143.

[2]) G. Retzius: Biologische Untersuchungen. Neue Folge, Bd. XIII, 1906.

Bergen nicht seltenen Phocaena in die Monate Juli und August.[1]) Da der „Braunfisch“ („Nice“ der Norweger) von Jägern an der Westküste Norwegens häufiger erlegt und auf den Markt gebracht wird, so war in Bergen für mich Aussicht vorhanden, die obige Frage beantworten zu können.

In der Tat gelang es mir durch die liebenswürdige Vermittlung des Herrn Dr. Appellöf, Konservator am Museum in Bergen, wofür ich auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank ausspreche, Ende August und Anfang September v. J. in Bergen je ein ganz frisch geschossenes, erwachsenes, grosses Männchen von Phocaena communis Less. zu erwerben, welche beide in ihren Hoden Sperma enthielten.

Allerdings machte es den Eindruck, dass bei diesen beiden Männchen die Hauptbrunst schon vorüber war, da das Sperma nicht mehr so reichlich war und auch mit fettig degenerierten Zellen und Detritus durchsetzt erschien. Bewegungen der Samenkörper habe ich in den mit physiologischer Kochsalzlösung verdünnten Präparaten nicht mehr wahrgenommen, obwohl die Kadaver noch ganz frisch waren und die Untersuchung sogleich vorgenommen wurde.

---

[1]) James A. Grieg sagt des Näheren hierüber in seiner Abhandlung: Über die Tragzeit der Phocaena communis Less. folgendes: „Alle Verfasser, die die Brunstzeit erwähnen, verlegen diese in den Sommer. Brehm zufolge soll sie in den Monaten Juni bis August stattfinden. An der Küste Nordamerikas findet die Paarung besonders in den Monaten August und September statt. An der Küste Norwegens paart sich der Braunfisch, nach Aussage der Fischer, am häufigsten in den Monaten Juli und August. Die Tabelle scheint mir anzudeuten, dass die Paarung im Juli oder vielleicht auch in der letzten Hälfte des Juni beginnt und, nach dem 10 mm langen Fötus vom November zu schliessen, bis zum Oktober dauert. Da dieser doch exzeptionell klein ist, ist es wohl selten, dass die Paarung in eine so späte Jahreszeit fällt. Die Brunstzeit hat also wie die Zeit der Niederkunft eine Dauer von 5 Monaten. Da die meisten Geburten wahrscheinlich in den Mai fallen, ist aller Grund anzunehmen, dass die meisten Braunfische sich im August paaren, wenigstens an der Westküste Norwegens, wo die meisten hier erwähnten Föten gesammelt sind. Wenn wir sagen können, dass die Bartenwale „une époque fixe des amours“ haben, hat also auch der Braunfisch eine, obwohl diese etwas länger ist. Die Tragzeit beträgt 9—10 Monate.

Wir finden also: Phocaena communis paart sich im Sommer oder Herbst, in den Monaten Juni bis Oktober.“

Vergl. auch James A. Grieg, Nogle cetologiske Notiser. Bergens Museums Aarbog, 1897, N. VI.

Soweit mir dies möglich war, habe ich die mikroskopische Untersuchung des frischen Materials mit starkem System schon in Bergen am Museum ausgeführt.[1]) Das mit physiologischer Kochsalzlösung verdünnte Sperma wurde durch Osmiumsäuredämpfe fixiert und ungefärbt und mit Gentianaviolett tingiert studiert. Eine grössere Anzahl Präparate, welche durch Osmiumsäuredämpfe fixiert und mit Gentianaviolett gefärbt waren, schloss ich in Kali aceticum ein. um sie in meinem Labaratorium in Münster i. W. eingehend zu untersuchen. Dem gleichen Zweck dienten auch mit Osmiumsäure versetztes Sperma und Deckglastrockenpräparate.

Nachdem ich die Samenkörper von Phocaena kennen gelernt hatte, war es mein Wunsch, meine Untersuchungen auch noch auf andere Vertreter der Natantia carnivora auszudehnen; von den herbivoren Fischsäugetieren (Sirenia) brauchbares Material zu erhalten, musste wegen der Seltenheit und Kostbarkeit dieser Tiere von vornherein aufgegeben werden.

Herr Konservator Grieg hatte die grosse Freundlichkeit, mir ein Spirituspräparat von dem Urogenitalapparat einer männlichen Orca gladiator Gray und die in Spiritus konservierten Hoden einer Balaenoptera rostrata Gray für die Untersuchung zur Verfügung zu stellen. Leider stammten aber die Präparate entweder von jugendlichen Individuen oder von nicht brünstigen Männchen, sodass die Untersuchung fruchtlos blieb, und keine Spermien gefunden werden konnten.

Auf den Rat des Herrn Kollegen Grieg wandte ich mich mit meinem Anliegen auch an den Direktor des Kopenhagener zoologischen Museums, Herrn Prof. Dr. Jungersen. Herr Prof. Dr. Jungersen sandte mir auf meine Bitte einen in Spiritus aufbewahrten Hoden (ohne Nebenhoden) von Delphinus delphis und einen mit Formol fixierten, alsdann in Spiritus konservierten Hoden von Mesoplodon bidens Sow. Der erstere war jedenfalls einem unreifen Individuum entnommen und nicht brauchbar. Dagegen erhielt ich Resultate bei der Untersuchung von Mesoplodon, was mir bei der Seltenheit dieses eigenartigen Wales um so wertvoller war. Auch Herrn Professor Dr. Jungersen sage ich an dieser Stelle für seine liebenswürdige Bereitwilligkeit meinen aufrichtigen Dank!

Die Samenkörper von Phocaena communis sind recht klein

[1]) Ein Auszug dieser Arbeit wird daher in Bergens Museums Aarbog 1907 abgedruckt.

und besitzen eine Länge von gegen 0,0738 mm. Fig. 1 und 2 der Taf. XIII stellen zwei Spermien dar, das eine (Fig. 1) bei Flächen-, das andere (Fig. 2) bei Kantenansicht des Kopfes, welche in demselben Grössenverhältnis gezeichnet sind, welches ich auch bei meinen früheren Untersuchungen über die Spermien der Mammalien [1]) angewandt habe. Ein Vergleich mit den Abbildungen dieser zitierten Abhandlung wird daher am besten über die Stellung informieren, welche die Phocaena-Spermien hinsichtlich ihrer Grösse unter den Mammalien einnehmen. Da diese Vergrösserung aber für die zeichnerische Darstellung einiger schwieriger erkennbarer Einzelheiten an dem kleinen Hals- und Verbindungsstück nicht ausreicht, so sind die übrigen Figuren von Phocaena dreimal grösser als Fig. 1 und 2 gehalten.

Diese Untersuchungen wurden, wie alle meine Spermienarbeiten der letzten Jahre, mit den Zeissschen Linsen Apochr., homog. Immersion 2 mm, Apert. 1.40 und 1,5 Apert 1.30, Kompensationsocular No. 12 ausgeführt.

Am wenigsten Bemerkenswertes bietet der Kopf des Samenkörpers dar. Seine Länge beträgt 0,0054—0,0063 mm, seine grösste Breite im hinteren Abschnitt 0,0018 mm. Von der Fläche betrachtet (Fig. 1 und 3), ist er länglich vierseitig bis oval, mit Abrundung des vorderen und hinteren Randes. Von der Kante gesehen (Fig. 2, 4, 12), besitzt er Ähnlichkeit mit einem Obstkern. Während die hintere Hälfte nicht sehr viel schmäler ist als bei Flächenansicht, verjüngt sich die vordere Hälfte durch Abplattung keilförmig, sodass der vordere Rand zugeschärft wird und als „Perforatorium“ (Waldeyer) wirken kann. Es scheint bisweilen, als ob die Abplattung etwas ungleich ist, sodass die eine Fläche eine ganz geringe Spur konkav wird.

Entsprechend der Abplattung der vorderen Hälfte erscheint bei Flächenansicht der hintere dickere Teil des Kopfes breiter konturiert und dunkler. Dieser Unterschied ist bisweilen sehr deutlich, sodass eine förmliche Grenzlinie quer über den Kopf verläuft; in diesem Falle sieht der vordere Teil des Kopfes bisweilen rauh und uneben aus, und habe ich mich davon überzeugt, dass hier eine Kopfkappe zur Ablösung kommt. Geringe Mengen von Protoplasma kleben nicht selten dem Kopfe an.

[1]) E. Ballowitz: Weitere Beobachtungen über den feineren Bau der Säugetierspermatozoen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. LII, 1891.

Im Gegensatz zum Kopf lässt die Geissel bestimmte Besonderheiten erkennen, welche den Spermien von Phocaena eigentümlich sind. Schon bei schwächerer Vergrösserung (Fig. 1 u. 2) fallen die Länge des Halsstückes, die Deutlichkeit der Centralkörper (Endknöpfchen) und die Kürze und Breite des Verbindungsstückes auf.

Das Halsstück ist gut 0,0009 mm lang, sodass der Hinterrand des Kopfes sehr deutlich vom Verbindungsstück abgetrennt erscheint.

Untersucht man das Halsstück bei Flächenansicht des Kopfes und bei mittlerer Einstellung (Fig. 1, 3, 5—7), so werden zwei Fäden sichtbar, welche gegen den Kopf hin divergieren und eine hellere, kleine, dreieckige Stelle zwischen sich fassen. Diese Fäden lassen sich, wenn das Verbindungsstück aufgehellt ist, auch in das letztere und in den Anfang des Hauptstückes hinein verfolgen, wo sie dann alsbald zusammenfliessen (Fig. 9). Am Hinterrande des Kopfes geht jeder Faden in ein Centralkörperchen (Endknöpfchen) über, sodass ein ähnliches Verhältnis entsteht wie an den Spermien des Schweines. Die beiden Centralkörperchen verhalten sich aber verschieden. Das eine Centralkörperchen, bald rechts (Fig. 7, 9), bald links (Fig. 3 und 5), ist grösser, deutlicher und erscheint auch, von oben her eingestellt, früher als das andere, sodass man annehmen kann, dass die beiden Centralkörperchen mit ihren Fäden nicht in einer den Kopfflächen parallelen Ebene liegen, sondern am Hinterrande des Kopfes, auch etwas auf die flachen Kopfseiten übergreifen. Gesetzt, dass wirklich nur zwei Fäden vorhanden wären, liesse sich so erklären, dass auch bei Kantenansicht im Hals deutlich zwei Fäden mit einem helleren Raume dazwischen auftauchen (Fig. 4). Der grössere, deutlichere Centralkörper ragt seitlich vom Kopfrande meist frei etwas vor und erscheint bisweilen vom Kopfrande durch eine sehr schmale, hellere Linie getrennt (Fig. 3, 5—7, 9); er scheint in einem sehr flachen Einschnitt des Kopfes zu sitzen.

Die Verhältnisse liegen aber am Hinterrande des Kopfes noch komplizierter.

Wenn man nämlich bei Flächenansicht des Kopfes den Hinterrand des letzteren am Halse ganz oberflächlich einstellt, so taucht als sehr deutlicher dunkler Punkt ein dritter Centralkörper (Fig. 8) auf, welcher zwischen den beiden in der Tiefe

befindlichen, noch nicht sichtbaren liegt. An dem frischen Präparat, aber auch an dem mit Osmiumdämpfen fixierten und mit Gentianaviolett schwach gefärbten, habe ich nun deutlich einen fadenartigen, von diesem dritten Centralkörperchen ausgehenden Strich optisch verfolgen können (Fig. 8), welcher sich bis in das durchsichtige Verbindungsstück erstreckte. Damit erscheint aber die Centralkörpermasse noch nicht erschöpft. An vertikal im Präparat stehenden Köpfen liess sich bei dem Herabwandern des Focus am Hinterrande des Kopfes eine in Form eines kleinen unregelmässigen Ringes gestellte Centralkörpermasse wahrnehmen. Diese Bilder sind aber naturgemäss nicht sehr klar. Deutlicher werden diese Verhältnisse, wenn der Kopf sich nach Tinktion mit Gentianaviolett entfärbt hat und nur noch die Centralkörpermasse an ihm intensiv gefärbt bleibt. Das tritt ein, wenn die mit Osmiumdämpfen fixierten, mit Gentianaviolett gefärbten Präparate längere Zeit in Wasser unter dem mit Kittring versehenen Deckglase liegen (Fig. 11). Solche Präparate kann man auch eintrocknen lassen und dann Balsam hinzusetzen; ist der richtige Grad der Färbungsdifferenzierung eingetreten, so geben sie sehr instruktive Bilder (Fig. 10). Man sieht dann eine zusammenhängende, leicht gebogene, der einen Ringhälfte entsprechende Centralkörpermasse, an welcher meist deutlich drei Centralkörper unterschieden werden können; wahrscheinlich ist also auch noch ein vierter vorhanden. In Fig. 12 hat sich der Kopf zum Teil von der Geissel abgelöst, sodass die zusammenhängende Endknopfmasse am Halsstück des Achsenfadens der Geissel sichtbar ist. Einmal sah ich an einem ähnlichen Präparat über diesen grösseren Centralkörpern noch ein paar kleinere Körnchen.

Oben ist nur von Fadenbildungen des Halsstückes die Rede gewesen. Mir sind aber doch einige Bedenken gekommen, ob es sich hier wirklich um isolierte, getrennte Fäden handelt und nicht vielmehr um einen hohlen, dünnwandigen Achsenfaden, dessen Wandungen stärker lichtbrechend sind und dadurch als Fadenbildungen bei mittlerer Einstellung imponieren. Wenn man nämlich in Osmiumsäure fixierte Spermien mit Gentianaviolett intensiv färbt und bei Flächenansicht des Kopfes untersucht, so sind die beiden Fäden nicht durch einen hellen Zwischenraum getrennt und erscheinen als solche, vielmehr sieht man

dann nur ein solides violett gefärbtes Halsstück mit dunkler hervortretenden Rändern. Dasselbe ist auch der Fall in den nach der oben angegebenen Methode angefertigten Deckglastrockenpräparaten, in denen auch kein ungefärbter heller Zwischenraum vorhanden ist, vielmehr erscheinen die beiden Fäden durch schwächere Färbung miteinander verbunden.

Schliesslich sei bemerkt, dass nach hinten von den beschriebenen Centralkörperchen und in deren Nähe nicht selten an jedem Faden eine körnchenartige Verdickung bei genauer Einstellung sichtbar wird, die auch an dem dritten oberflächlichen Faden (resp. der oberen Wandung des hohlen Achsenfadens) in gleichem Niveau mit den andern beiden von mir gesehen wurde. Ähnliches habe ich auch früher schon bei den Spermien von Rhinolophus und Meles taxus beschrieben [1]) und abgebildet.

Wie oben schon erwähnt, fällt das Verbindungsstück durch seine Kürze und Breite auf. Es ist 0,0027 bis höchstens 0,0036 mm lang und fast 0,0018 mm breit; bei Kantenansicht des Kopfes erscheint es kaum schmäler.

Wie bei den Mammalien überhaupt, besteht es aus dem Achsenfaden und einer diesen rings umgebenden Hülle. Dass der Achsenfaden das Verbindungsstück in seiner Achse vom Halsstück ab bis in das Hauptstück der Geissel hinein durchzieht, wurde oben schon geschildert (vergl. Fig. 9, 11 und 12). In Fig. 11 ist der Achsenfaden im ganzen Bereich des Verbindungsstückes isoliert und von seiner Hülle befreit.

Die letztere variiert nun in ihrem Aussehen sehr. Vorn ist sie meist quer abgestutzt und etwas breiter als hinten, sodass sie sich nach hinten ein wenig verschmälert und hier auch meist quer abgeschnitten oder etwas abgerundet aufhört (Fig. 1—4, 9).

Nicht selten ragt der vordere Rand der Hülle kopfwärts manschettenartig ein wenig vor (Fig. 5 und 6). Bei Tinktion mit Gentianaviolett färbt sich die Substanz der Hülle intensiv und hält die Farbe längere Zeit zurück. Alsdann, aber auch schon an dem ungefärbten Objekt, wird sehr deutlich, dass der Rand des Verbindungsstückes nicht gradlinig ist, sondern Einkerbungen besitzt. Meist kann man jederseits am Rande vier kleine, durch Einkerbungen getrennte Hervorragungen unter-

[1]) L. c. Tafel XIII, Fig. 30—32 und Tafel XIV, Fig. 54 und 55.

scheiden, von denen die vorderen grösser und deutlicher als die hinteren, leicht verschmelzenden sind. Das gilt sowohl für die Spermien bei Flächenansicht (Fig. 3), als auch bei Kantenlage des Kopfes (Fig. 4). Bisweilen sind die Hervorragungen zugespitzt und treten dann absatzartig sehr deutlich hervor (Fig. 5), wie überhaupt das Bild bei stärkerer Vergrösserung sehr wechselt. Auch Asymmetrie zwischen beiden Rändern kommt zur Beobachtung.

Unzweifelhaft werden diese vier Hervorragungen wohl bedingt durch vier enge Spiralwindungen eines Spiralfadens, wie er auch nach meinen Untersuchungen bei den Mammalien die Regel ist. Allerdings gelingt es nur selten bei der Kleinheit des Objektes, die Spiralwindungen im Zusammenhang mit unzweifelhafter Sicherheit zu erkennen. Bei Samenkörpern, welche mit Osmiumsäuredämpfen fixiert und mit Gentianaviolett gefärbt waren und einige Zeit unter dem Deckglase gelegen hatten, habe ich mehrfach diesen Eindruck eines Spiralfadens gehabt. Am besten glückt es noch, den letzteren zu sehen, wenn das Verbindungsstück etwas mazeriert ist (wie z. B. in Fig. 12 bei Sp., vergl. auch Fig. 6). Auch scheint sich der Faden dann etwas zu lockern, sodass man ihn seitlich neben dem Achsenfaden in Form von kreisförmigen Ösen sieht, die einen hellen Raum umgeben. Wahrscheinlich kommt dann eine die Spiralwindungen verbindende Zwischensubstanz zur Auflösung, welche letztere in noch grösserer Menge bei den Spermien der Chiropteren von mir nachgewiesen worden ist.

Diese letzteren Bilder (Fig. 7) führen nun über zu solchen, bei welchen das Verbindungsstück in der Tat wie mit Körnchen besetzt erscheint. Dabei sieht man nur die dunkle Wandung der bläschenartigen Körnchen, während das Innere hell erscheint. An ungefärbten Osmiumsäurepräparaten, welche vor der Fixierung kurze Zeit in physiologischer Kochsalzlösung gelegen hatten, wurde diese Erscheinung am deutlichsten (Fig. 8). Ich denke mir, dass dieses Aussehen durch eine bläschenartige Modifikation der Zwischensubstanz im Verein mit der Spiralbildung hervorgerufen wurde. Dass das Verbindungsstück wirklich aus Körnchen zusammengesetzt sein sollte, ohne Vorhandensein einer Spiralbildung, glaube ich nach Obigem nicht. Alsdann müsste es auch häufiger vorkommen, dass die Körnchen abgefallen wären und

die Hülle des Verbindungsstückes bis auf den Achsenfaden abbröckelte; wie schon erwähnt, habe ich den Achsenfaden nur sehr selten in meinen Präparaten im Bereich des Verbindungsstückes isoliert angetroffen (Fig. 11). Die Substanz der Hülle mazerierte ja auch und wurde dünner, die Reste, die übrig blieben, liessen aber mehr auf das Vorhandensein einer Spiralhülle als von Körnchen schliessen (Fig. 10 u. 12).

Schliesslich sei noch erwähnt, dass einige Male beobachtet wurde, dass nicht allein das Halsstück, sondern auch das ganze Verbindungsstück bis an den hinteren Abschnitt des Kopfes von einer abgerundeten kugeligen Protoplasmamasse eingehüllt war, in welcher auch intensiv sich färbende Körnchen auftreten konnten. Am Halsstück selbst findet sich häufig eine zarte, durchsichtige, kugelige Protoplasmamasse (Fig. 3).

Über das Hauptstück der Geissel (H der Figuren) ist wenig auszusagen. Es besteht aus dem Achsenfaden und einer den letzteren ringsherum umgebenden Hülle. Die letztere zeigte am vordersten Abschnitt bei dem ungefärbten, frischen Objekt eine zarte Querbänderung. In Mazerationen zerfiel die Hülle bisweilen in kleine, auf dem Achsenfaden aufgereihte Stücke. Beide Erscheinungen lassen wohl darauf schliessen, wie ich dasselbe auch bei anderen Mammalien, z. B. den Chiropteren, nachgewiesen habe, dass in der Hülle des Hauptstückes noch ein Spiralfaden vorhanden ist.

Ein Endstück konnte ich bei Phocaena nicht deutlich unterscheiden. Bisweilen erschien allerdings der hinterste, feinste Abschnitt der Geissel in ziemlicher Ausdehnung ein wenig heller, grenzte sich aber nicht scharf von dem Hauptstück ab, sodass er nicht als eigentliches Endstück bezeichnet werden konnte. Viele Spermien in meinen Präparaten hatten übrigens nicht mehr die volle Geissellänge.

Nicht unerwähnt will ich lassen, dass ich zweimal Riesenspermien mit grösserem Kopf und zwei Geisseln antraf. Die Geisseln lagen dicht nebeneinander und waren nur im vorderen Abschnitt optisch voneinander abgrenzbar; an dem einen Spermium war hinten ein längeres Endstück unterscheidbar.

Schliesslich noch einige Bemerkungen über meinen Befund bei Mesoplodon bidens Gray. Das mir durch die Güte des Herrn Professor Dr. F. Jungersen zur Verfügung stehende Hodenpräparat war klein und stammte jedenfalls nicht von einem

brünstigen Tier. Die Länge des Hodens betrug 8 cm, die grösste Breite 4 cm, die grösste Dicke gegen 3 cm. Das Etikett war mit dem Datum 20. XII. 1899 versehen.

Die mikroskopische Untersuchung von Hodenpräparaten ergab keine Resultate. Ich fertigte sodann mehrere Präparate vom Nebenhoden an, indem ich kleine Stücke des Nebenhodenganges herausschnitt, der Länge nach spaltete und den herausgeschabten Inhalt des Ganges in Wasser ohne Färbung zerkleinerte. Man macht ja bei nicht brünstigen Tieren die Beobachtung, dass im Gang des Nebenhodens sich ganz vereinzelte Spermien noch längere Zeit nach der Brunst erhalten. In der Tat glückte es mir, nach längerem Suchen im ganzen drei Spermien aufzufinden, von welchen ich zwei in den Fig. 13—15 der Taf. XIII dargestellt habe. Auch bei Mesoplodon sind die Samenkörper recht klein. Der Kopf ist annähernd obstkernartig gestaltet und besitzt einen vorderen abgerundeten, aufsatzartigen Teil, in dem sich eine helle vakuolenartige Stelle bemerkbar machte. An dem einen Spermium setzte die Geissel mit einem grossen Endknöpfchen seitlich an dem Hinterrande des Kopfes an, wie Fig. 13 zeigt; Fig. 14 demonstriert dasselbe Spermium nach einer Drehung des Kopfes um 90^{0}, wobei die seitliche Anheftung nicht so deutlich ist. Bei den anderen beiden Spermien (Fig. 15) war die seitliche Anheftung und der grosse Endknopf nicht erkennbar. Am Verbindungsstück wurden Spuren eines Spiralfadens bemerkbar. Im übrigen boten die Spermien dieses seltenen eigenartigen Wales nichts Besonderes. Den obigen vereinzelten Befunden bei Mesoplodon will ich keine besondere Bedeutung beilegen, da anzunehmen ist, dass diese Samenkörper wohl nicht mehr ganz normal waren und sich schon in Degeneration befanden. Immerhin kann wohl aus dem Mitgeteilten geschlossen werden, dass die Spermien von Mesoplodon nicht sehr von dem gewöhnlichen Typus der Mammalien-Spermien abweichen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIII.

Fig. 1—12. Spermien von Phocaena communis Less.

Fig. 1 u. 2 wurden in demselben Grössenverhältnis gezeichnet wie die Figuren der Tafeln meiner früheren Arbeit über Säugerspermien (Zeitschrift für wissensch. Zoologie, Bd. LII, 1891, Taf. XIII—XV), d. h. es wurde ein jeder Teilstrich des Mikrometer-Okulars No. 2 von Winkel, mit welchem die Objekte bei Winkel, homogene Immersion $^1/_{24}$ mit ausgezogenem Tubus gemessen wurden, und bei welchem dann jeder Teilstrich = 0,0009 mm wirkliche Objektgrösse beträgt, in der Zeichnung gleich 1 mm gesetzt.

Fig. 1. Ganzes Spermium bei Flächenansicht des Kopfes, Fig. 2 ganzes Spermium bei Kantenansicht des Kopfes. K. = Kopf, H. = Halsstück des Achsenfadens, V. = Verbindungsstück, Hst. = Hauptstück der Geissel.

Fig. 3—12 wurden dreimal grösser gezeichnet als Fig. 1 und 2. Untersuchung mit Zeiss' homog. Immersion, Apochr. 1,5, Apert. 1,30, Komp.-Okular No. 12.

Fig. 3. Ganzes Spermium.

Fig. 4—12. Vorderer Abschnitt von Spermien; bei × ist die Verlängerung der Geissel zu denken. K. = Kopf, H. = Halsstück des Achsenfadens mit den Centralkörperchen, V. = Verbindungsstück, Hst. = Hauptstück der Geissel.

Fig. 3—9 aus mit Osmiumsäuredämpfen fixierten und mit Gentianaviolett gefärbten Präparaten, welche zum Teil eine Zeitlang unter dem Deckglase gelegen hatten.

Fig. 10 nach einem mit Gentianaviolett gefärbten, in Canadabalsam eingeschlossenen Deckglastrockenpräparat.

Fig. 11 u. 12 aus Mazerationen unter dem Deckglas. In Fig. 11 ist der Achsenfaden-(Af.)Bereich des Verbindungsstückes isoliert; die Hülle des Hauptstückes ist der Quere nach zerfallen, sodass auch hier der Achsenfaden (Af.) zum Teil frei liegt. In Fig. 12 hat sich der in Kantenstellung befindliche Kopf abgelöst, sodass der Centralkörperapparat (C.) an dem im Bereich des Verbindungsstückes zum grossen Teil isolierten Achsenfaden (Af.) isoliert sichtbar wird; Sp. = Spiralwindung der Hülle des Verbindungsstückes.

Fig. 13—15. Ganze Spermien aus dem Nebenhodengange eines Formol-Spirituspräparates von Mesoplodon bidens Gray.

Fig. 14. Dasselbe Spermium wie Fig. 13, nur bei anderer Lagerung des Kopfes.

Aus dem Anatom. Institut der Universität Königsberg (Direktor Stieda).

Über eigentümliche Zellen in der Gaumenschleimhaut des Schafes.

Von

Dr. **W. Lobenhoffer**, ehem. Assistent.

Mit 1 Textfigur.

Beim Durchsehen von Präparaten der Schleimhaut des harten Gaumens vom Schaf wurde ich von Herrn Professor Stieda auf ein eigentümliches und scheinbar bis jetzt wenig bekanntes Verhalten gewisser Zellen aufmerksam gemacht, die hier in der Hornschicht des Epithels wahrzunehmen sind.

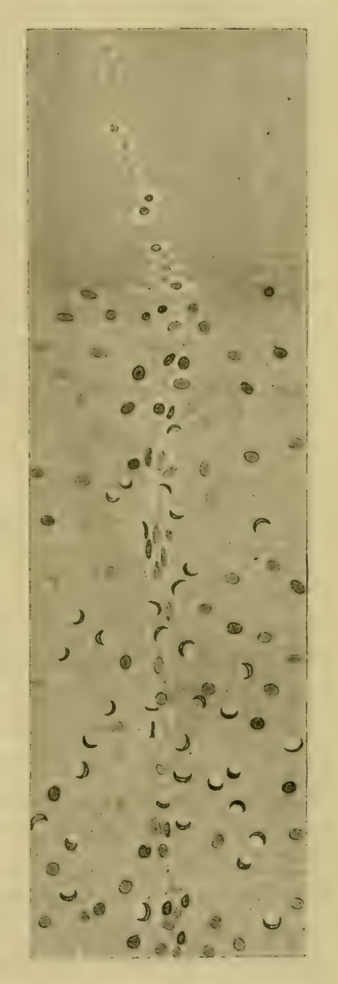
Der allgemeine Bau der Schleimhaut des harten Gaumens weist beim Schaf keine auffallenden Abweichungen von dem bekannten Typus auf; erwähnenswert ist, dass die Papillen sehr hoch und spitz sind, und weit hinauf bis hart unter das Stratum corneum reichen. Auch das Stratum germinativum zeigt keine Besonderheiten; darüber liegt eine Schicht von Zellen, die durch ihre plattovale Gestalt und grossen Kern sich auszeichnen (in der Zeichnung nicht hervorgehoben). Das Stratum corneum ist ziemlich dick und besitzt in den unteren Partien noch erkennbare Kerne, die nach der Oberfläche zu immer undeutlicher werden.

Schon bei Betrachtung mit schwacher Vergrösserung fallen bei den Hämatoxylinfärbungen, die ich zunächst anfertigte, Reihen von hintereinander stehenden Kernen auf, die oft die ganze Hornschicht durchsetzen; und zwar stehen nie zwei oder gar mehrere Kerne nebeneinander, sondern jedes Glied der Kette wird immer nur durch einen Kern gebildet, was auch Flachschnitte unzweifelhaft beweisen. Nur an der Basis der Hornschicht erweckt der Umstand, dass hier noch Kerne der Zellen dieser Lage zu sehen sind, hier und da den Eindruck, als ob mehrere Kerne jeweils in derselben Höhe lägen; doch trifft das nicht tatsächlich zu, was andere Färbungen beweisen.

Weitere Untersuchungen ergaben ohne Frage Beziehungen dieser Zellenreihen zu den Papillen. Die Zellenreihen liessen

sich nämlich überall da, wo der Schnitt in die entsprechende Ebene gefallen war, bis zur Spitze der Papille verfolgen.

Ich stellte mir nun zunächst die Aufgabe, der Beschaffenheit jener Zellenstränge auf den Grund zu kommen, um daraus vielleicht Schlüsse auf ihre Funktion ziehen zu können.



Um die Grenzen der Zellen und eventuell ihr Verhalten zu den Nachbarzellen darzustellen, wandte ich zunächst die von Unna für die Epithelfasern angegebene Färbungsmethode an, die mir in gewisser Beziehung sehr gute Resultate gab, insofern sie sich als fast spezifisch für die Reihenzellen, wie ich sie der Einfachheit halber von nun an nennen werde, erwies. Allerdings verlangt sie feine, ca. 2 μ dicke Schnitte, weswegen natürlich recht selten längere Zellsäulen in den Schnitt fallen. Während nämlich die Hornschicht die Saffraninfarbe behält und sich lebhaft rot präsentiert, ist das Protoplasma der Reihenzellen teils ungefärbt, teils blau, der Kern rot. Dadurch heben sie sich sofort lebhaft heraus.

Was zunächst die äussere Gestalt der Zellen anlangt, so unterscheiden sie sich von ihren Nachbarn wesentlich durch ihren grösseren Höhendurchmesser, während die Breite oft etwas geringer ist. Die Grenzlinie verläuft meist etwas gezackt, in Einbuchtungen der Nachbarschaft einspringend, so dass ihre Form oft etwas an die grossen Nervenzellen des Rückenmarkes erinnert.

Auffallend ist eine scheinbare Verschiedenheit des Protoplasmas der Zellen, indem die den Kern umgebende Schicht durchsichtig ist, während die periphere Wasserblaufarbe zeigt. Ob hierbei etwa Schrumpfungsvorgänge infolge der Fixierung etc.

mitspielen, wie solche unfraglich an andern Zellen sichtbar sind, ist schwer zu entscheiden. Jedenfalls zeigt sich dieser helle perinucleäre Hof an weitaus den meisten Zellen, gleichviel, wie sie gefärbt sind.

Ich möchte an dieser Stelle bemerken, dass die Stücke der Gaumenschleimhaut in Formol-Müller, Chromsäure oder Alkohol gehärtet waren. Gegen die Annahme einer Schrumpfung liesse sich der Umstand ins Feld führen, dass die nächste Umgebung des Kerns vielfach Pigmentstäubchen von gelbbräunlicher Farbe führt, die doch mitgerissen worden wären, wenn das Protoplasma sich vom Kern zur Zellwand zurückgezogen hätte.

Es fällt ferner bei der Unnaschen Färbung noch auf, dass das Rot des Kernes der Reihenzellen, besonders der in der Nähe der Papillen liegenden, viel lebhafter ist, als das aller übrigen Zellkerne. Auch Flachschnitte ergaben das gleiche Verhalten: ausserdem zeigten sie auch das Vorhandensein von Epithelfasern in den Reihenzellen, ein Umstand, der ihren Charakter näher zu bestimmen geeignet ist.

Des weitern wandte ich eine Silbermethode an und wählte dazu die von Bielschowsky angegebene, um eventuelle Beziehungen von Nervenendigungen zu den Reihenzellen feststellen zu können. Bezüglich der Form- und Grenzverhältnisse ergaben die so behandelten Präparate nichts Neues. Dass die Reihenzellen jedoch mit Nervenendigungen nichts zu tun hätten, war mir im voraus als ziemlich sicher erschienen und zwar auf Grund folgender Überlegung: Die meisten Autoren sind zum Schluss gekommen, dass die Nervenendigungen zwischen den Papillen in das Epithel der Haut oder der Schleimhaut treten, während die Papillen die Trägerinnen der Gefässe sind und somit die Zuführung der Nährstoffe, vielleicht auch die Weiterbeförderung resorbierten Materials besorgen, aber nur wenig Nerven tragen. Es können also Gebilde, die offenbar mit den Papillen in irgend welcher Beziehung stehen, kaum mit Nerven in engerem Zusammenhang sein.

Die Bielschowskyfärbung bestätigte meine Annahme, indem ich zwar Nervenendigungen im Epithel vorfand, aber nie einen Zusammenhang mit den Reihenzellen konstatieren konnte. Dieselben negativen Resultate ergaben mir Kontrollversuche mit anderen Färbungen, z. B. der Weigertschen Eisenalaun-Hämatoxylin-

und Eisenalaun-Prikrinsäure-Säurefuchsin-Methode, von denen namentlich erstere sonst ziemlich sicher ist.

Da mir, wie oben erwähnt, eine Verschiedenheit des Protoplasmas in den Reihenzellen aufgefallen war, so wandte ich die Schriddesche Säurefuchsin-Methode mit vorhergehender Osmierung an, die mir jedoch ebensowenig, wie die Azur II-Eosinmethode besonders bemerkenswerte Resultate ergab. Nur sei erwähnt, dass bei ersterer Methode der Rand noch viel schöner als bei der Unnaschen Färbung scharf ausgezackte Interzellularbrücken, das Protoplasma selber wenige acidophile Granulationen und der Kern auch hierbei eine lebhaftere Rotfärbung als die Kerne der Umgebung zeigte.

Nun stellte ich eine zweite Versuchsreihe in der Weise an, dass ich Material von allen möglichen Tieren, deren ich habhaft werden konnte, auf die Zellverhältnisse am Gaumen untersuchte, und zwar nahm ich nicht nur die Schleimhaut des harten Gaumens, sondern verschiedene Regionen der Mundhöhle. Ich benützte Stücke vom Pferd, Schwein, Hund, Katze, Kaninchen, Meerschweinchen, Ratte, Macacus, Igel, Delphin und schliesslich auch vom Menschen.

Unter den genannten Tieren fand ich Gebilde, die eine gewisse Ähnlichkeit mit denen in der Schleimhaut des Schafes haben nur beim Pferd. Hier treten nämlich in dem sonst kernlosen, verhornten Epithel der Schleimhaut des harten Gaumens ebenfalls zu Reihen angeordnete kernführende Zellen auf, die aber allerdings keine charakteristischen Unterschiede gegen die noch kernführenden Zellen der untersten Epithellagen zeigen. Die von ihnen gebildeten Reihen entsprechen ebenfalls den Papillenspitzen, sind aber nicht so streng eingliederig wie beim Schaf; sie reichen auch bis zur Oberfläche, wo sie oft in einer kleinen Einsenkung zu münden scheinen. Die ganze Hornschicht zeigt eine wellenförmige Anordnung, die Zellreihen entsprechen dabei den Wellentälern. Die Anwendung der verschiedenen Färbungsmethoden ergab auch nie die gleichen Resultate wie bei dem vom Schaf stammenden Material, weder was den Kern, noch was das Protoplasma anlangt. Die Schleimhaut der Mundhöhle älterer Föten und erwachsener Menschen zeigt niemals ähnliche Bildungen.

In der Literatur konnte ich, soweit sie mir zugänglich war, nur recht wenig Einschlägiges finden, trotz der grossen Anzahl von Arbeiten, die sich mit der Mundschleimhaut, besonders den Nervenendigungen in ihr, befassen. Weder die Lehrbücher der Histologie noch die der vergleichenden Anatomie, die ich daraufhin zu Rate zog, gaben mir Aufschluss, noch auch eine Reihe von Spezialarbeiten. Es war in letzteren entweder auf das Epithel überhaupt nicht eingegangen oder es waren „Endorgane" beschrieben, die sich mit den Reihenzellen nicht identifizieren liessen.

Elin spricht in seiner Arbeit: „Zur Kenntnis der feineren Nerven der Mundhöhlenschleimhaut" (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 7, p. 382) von Zellen, die er im Epithel des harten Gaumens des Kaninchens gesehen hat. Die Anordnung scheint hierbei nicht reihenweise gewesen zu sein, und ausserdem gibt er die Färbbarkeit des Kernes und Protoplasmas gerade umgekehrt an; nämlich den Kern hell und das Protoplasma dunkel. Ich habe die Gaumenschleimhaut des Kaninchens untersucht, ohne Reihenzellen zu finden.

Am Schlusse seiner Arbeit: „Das Nervensystem der Schnauze und Oberlippe des Ochsen" (Zeitschr. f. wissensch. Zoolog., Bd. 39, p. 653) kommt Cybulsky auf Zellen zu sprechen, die er im Epithel der genannten Partien fand und die mir mit den Reihenzellen sehr nahe verwandt scheinen. Er hatte seine Präparate nach der Henocqueschen Methode mit Goldchlorid gefärbt und beschreibt seinen Befund folgendermaßen: „Die Spitzen von vielen Papillen sind von eigentümlichen Zellen überlagert, deren hervorragendste Eigenschaft darin besteht, dass sie mit Goldchlorid sich intensiv färben . . . Diese Zellen lagern sich so aneinander, dass sie eine Säule bilden, die in ihrer Richtung die Richtung der Papille einhält. Diese Säulen haben in den untersten Schichten oft zwei bis vier Zellen in einer Höhe, nach oben verjüngen sie sich und bestehen aus einer höchstens zwei Zellen . . . Die Säulen reichen gewöhnlich bis zur Hornschicht, oft auch in diese hinein, bisweilen bis zur freien Oberfläche."

Cybulsky unterscheidet die Zellen von den Epithelzellen, einmal wegen ihrer andern, mehr rundlichen Form, der geringeren Grösse ihres Zelleibes, dann wegen des grösseren Umfanges und der stärkeren Färbbarkeit des Kernes. Ich konnte keine Ochsen-

schnauze untersuchen, glaube aber aus der Beschreibung mit Sicherheit schliessen zu dürfen, dass es sich hier um einander sehr ähnliche Gebilde handelt. Die geringen Abweichungen, besonders die Mehrgliedrigkeit der Zellsäulen an der Basis, mag vielleicht auf der Verschiedenheit des Materials beruhen. Dagegen kann ich mich keineswegs der Ansicht, die Cybulsky über die funktionelle Bedeutung der Zellreihen ausspricht, anschliessen. Warum, werde ich weiter unten darlegen.

Dies ist das einzige Positive, was ich in den vielen Arbeiten, die ich durchsah, finden konnte. Mit den vielen Endorganen, die für die sensiblen Nerven beschrieben wurden, konnte ich keine Ähnlichkeiten feststellen. Wie ich bereits oben erwähnte, gelang es mir auch niemals, einen Zusammenhang der Reihenzellen mit Nerven wahrzunehmen. Ich erwartete das auch gar nicht, denn die Papillen sind ja nicht das dem Epithel Nerven zuführende Element, die Nerven treten vielmehr zwischen ihnen ein, die Papillen sind die hauptsächlichsten Trägerinnen der Gefässe. Daher scheint mir auch die Anschauung Cybulskys, dass die Nerven fast ausschliesslich von den Papillen her ins Epithel treten und dass die von ihm beschriebenen Zellen in engstem Konnex mit Nervenfasern stehen, falsch zu sein.

Eine sichere Angabe über die funktionelle Bedeutung der Reihenzellen zu machen, scheint mir vor der Hand unmöglich zu sein. Dass sie jedoch mit einer nervösen Funktion, etwa mit Geschmacksempfindungen etwas zu tun haben, glaube ich verneinen zu dürfen. Ich kann mir nämlich nicht gut vorstellen — abgesehen davon, dass ich keinen Zusammenhang mit Nervenfasern nachweisen konnte — dass eine Reihe hintereinander aufgestellter, gleichartiger Zellen zur Perception eines chemischen oder mechanischen Reizes geeignet sein solle; es könnte doch höchstens die der Oberfläche zunächst liegende den Reiz aufnehmen; es liegen ja auch sonst die Sinneszellen, z. B. in der Retina oder im Ohr, stets nebeneinander in der Fläche, die der Reiz trifft. Ich bin mir allerdings bewusst, dass Tastorgane beschrieben worden sind, die aus Zellreihen bestehen, z. B. Tastpapillen der Ringelnatterlippe (Merkel).

Noch eher liesse die enge Beziehung der Reihenzellen zu den Papillen den Schluss gerechtfertigt erscheinen, dass durch die Reihenzellen hindurch nach den Papillen hin oder umgekehrt

ein Sekretions- oder Resorptionsstrom geht. Bei dem dichten Kapillarnetz der Papillen ist dieser Gedanke wohl naheliegend. Vielleicht lässt sich die erwähnte Tatsache, dass die Zellen vielfach Pigment enthalten, noch für diese Anschauung ins Feld führen. Einen ausschlaggebenden Beweis dafür vermag ich freilich nicht anzuführen.

Für die Anregung zu dieser Arbeit und die Förderung derselben spreche ich Herrn Professor Dr. Stieda, in dessen Institute die Untersuchungen angestellt wurden, ergebensten Dank aus.

Aus dem pathologisch-anatomischen Institute in Wien.
(Vorstand: Prof. Weichselbaum.)

Über die Stäbchenstrukturen der Niere.

Von
Dr. **Kenji Takaki** (Tokio).

Hierzu Tafel XIV.

Seit der Veröffentlichung Altmanns (1) über „Die Elementarorganismen“ (1894) sind eine Reihe von Mitteilungen erschienen, welche die Beziehung der Altmannschen Granula zu Heidenhains Stäbchenstrukturen des Nierenepithels und die Veränderungen dieser Strukturen unter pathologischen Umständen zum Gegenstande hatten. — Der wesentlichste Gesichtspunkt der Fragestellung ist dabei derjenige, ob Heidenhains Stäbchen als Körnchenreihe aufzufassen sind, oder ob es sich primär um homogene Strukturen ohne körnige Elemente handle. Die Beschreibungen der Veränderungen in diesen Strukturen, welche unter mannigfachen pathologischen Verhältnissen von den Autoren[1]) gegeben werden, stimmen im grossen und ganzen überein und charakterisieren sich hauptsächlich als Zerwerfung und Zerbröckelung der Stäbchenstrukturen und als deren Umwandlung in körnchenartige Gebilde. Ich hatte darum zunächst beabsichtigt, der Frage näher zu treten, ob eine einheitliche Form des physiologischen Stäbchenbildes existiere und welcher Art diese Form sei.

Als Ausgangsmaterial meiner Untersuchungen wählte ich die normale Mausniere, dabei zeigte sich zunächst, bei Anwendung entsprechender Färbemethoden, dass auch bei dieser die feinsten erkennbaren Protoplasmastrukturen gewisse Varianten aufweisen. Ein Teil der letzteren ist ohne Zweifel auf artefizielle Faktoren zurückzuführen, welche im späteren zur Sprache kommen werden. Ein wichtigerer Teil von ihnen aber geht auf Einflüsse zurück, deren Natur gelegentlich erkennbar sein kann, sich aber häufig der Erschliessung entziehen dürfte. Ich habe mich bemüht,

[1]) O. Israel (2), Burmeister (3), Landsteiner (4), O. Störk (5), Pfister (1) u. a.

experimentell einfache Bedingungen in Anwendung zu bringen, welche teils die Niere sekretorisch beeinflussen, teils sie funktionell schädigen könnten und wünschte auf diese Weise zunächst nur festzustellen, ob sich Verhältnisse schaffen liessen, welche sich einerseits mit den in der Nierenphysiologie und -pathologie in Betracht kommenden Zuständen vergleichen liessen, andererseits vielleicht im mikroskopischen Bilde ähnliche Strukturveränderungen aufweisen würden.

Es war vor allem wichtig, festzustellen, ob wesentliche Veränderungen der Stäbchenstrukturen unter nicht pathologischen Umständen vorkommen und, wenn dies der Fall wäre, wie weit wir sie von den Veränderungen unter pathologischen Verhältnissen unterscheiden könnten. Es fällt das Gebiet letzterer Frage zum Teile mit der Untersuchungsrichtung der Mehrzahl der früher erwähnten Autoren zusammen. Immerhin liessen technische Fortschritte der letzten Jahre die Möglichkeit neuer Ergebnisse auch in dieser Richtung erhoffen.

Es kamen hauptsächlich die Nieren von Mäusen und Ratten zur Verwendung. Um postmortale Veränderungen auszuschalten wurden die Nieren in Form dünner Scheibchen unmittelbar im Anschlusse an den Chloroformtod des Tieres in die Fixationsflüssigkeiten übertragen. Als solche kamen hauptsächlich die Mischung der Müllerschen Flüssigkeit mit Formol und Altmanns Osmiumgemisch in Verwendung. Die Paraffinschnitte hatten ausnahmslos die Dicke von 1 μ. Als Färbungsmethoden kamen in Anwendung: Altmanns Granulamethode (nach Osmiumbichromat-Fixation, Färbung mit Säurefuchsin-Pikrinsäure), Wooleys Modifikation der Malloryschen Anilinblau-Bindegewebsfärbung und Heidenhains Eisenhämatoxylinfärbung. Die gefärbten Schnitte wurden mit der Vergrösserung der Zeissschen Immersion (Apochromat, Brennweite 2 mm, numerische Apertur 1,30, mit Kompensations-Okular No. 18) untersucht. Wegen der besonderen Schärfe der Bilder bei Eisenhämatoxylinfärbung wurden die Abbildungen für die Tafelfiguren ausschliesslich nach Präparaten in dieser Färbung mittelst Zeichenapparates angefertigt und auch der Beschreibung der Schnitte in folgendem dienten aus gleichem Grunde vorwiegend Präparate dieser Art als Substrat. (In abweichenden Fällen wird die betreffende Färbung im besonderen vermerkt werden.) Die Schnitte in dieser Färbung geben zwar morpho-

logisch durchaus übereinstimmende Resultate mit den anderen Färbungen, sind aber wegen des Kontrastes schwarz-weiss vom Standpunkte der Bequemlichkeit der Untersuchung vorzuziehen (vergl. hierzu auch Landsteiner [l. c.] und O. Störk [l. c.]).

Normaler Weise enthält das Epithel der tubuli Contorti der Mäuse ziemlich intensiv gefärbte Stäbchenstrukturen und zwar in schwarzgrauem Farbton bei Eisenhämatoxylinfärbung, leuchtend scharlachrotem bei Anwendung von Mallorys Anilinblaufärbung und ziegelrotem mit Altmanns Granulafärbemethode. Diese Stäbchenstrukturen liegen im basalen Zellabschnitte und reichen aufwärts etwa bis zum Niveau des oberen Kernpoles. Sie stehen entweder parallel in ihrem Verlaufe, der Längsachse der Zelle entsprechend, senkrecht auf der membrana probria, oder mehr nach aufwärts convergierend, gegen diese Achse hin geneigt. Die obere Zellhälfte zeigt ein ungefärbtes, strukturloses Protoplasma. Im erwähnten Niveau hören die Stäbchen lumenwärts, meist ziemlich plötzlich, gelegentlich auch mehr unter dem Bilde des sich Verlierens, auf (Fig. 1).

Auch in normalen Nieren fanden sich statt dieser parallel oder regulär angeordneten Stäbchen im Basalteile der Zellen sehr häufig wie abgebrochene oder unregelmässig kurze Stäbchen und auch körnchenartige Gebilde. Meist wird es ohne weiteres klar, dass solche scheinbar unregelmässigen Formationen auf Schief- oder Querschnitte der Stäbchenstrukturen zurückzuführen sind, ein Umstand, welcher sich bei genauer Untersuchung der Fortsetzung dieser Strukturen in die Tiefe feststellen lässt. Es ist für diese scheinbaren Körnchen und wie abgebrochenen Stäbchen charakteristisch, dass sie in mehr weniger paralleler Anordnung in ihrer Verlaufsrichtung der Längsachse der Zelle folgen (Fig. 2).

In der Minderzahl der Fälle lassen sich aber derartige Unregelmässigkeiten nicht in der besprochenen Weise erklären und für solche Bilder schiene es mir nicht unwahrscheinlich, an Beziehungen zu sekretorischen Vorgängen, resp. zu entsprechenden Einflüssen ungewöhnlicher äusserer Lebensbedingungen, insbesondere vielleicht zur Art der Ernährung des Tieres zu denken. In diesem Sinne versuchte ich durch experimentelle Beeinflussung der Sekretion, der Ernährung und der äusseren Lebensumstände Varianten in Anwendung zu bringen.

Die Tafeln der Altmannschen Darstellung bringen die Stäbchenstrukturen der Niere zum Teile vollständig unter dem Bilde von Körnchenreihen.

v. Ebner (7) sagt über dieselben: Es seien „die Körnchen in einer zusammenhängenden, zylindrischen Masse eingebettet, die die eigentliche Substanz der Stäbchen darstellt"; die Körnchen seien durch Zertrümmerung frischer Zellen darstellbar, bisweilen auch „eine Reihe von zwei bis vier Körnchen enthaltenden Stäbchen".

Arnold (8) kommt durch ein Isolierungsverfahren zu dem Ergebnisse: Die Stäbchen lassen „ganz deutlich eine Zusammensetzung aus Körnern, welche durch Bindeglieder vereinigt sind, erkennen. Diese Bilder stimmen vollständig mit demjenigen bei der Supravitalfärbung durch Neutralrot und Methylenblau überein."

Nach diesen Darstellungen könnte es zweifelhaft erscheinen, ob es überhaupt körnchenfreie, also homogene Stäbchen gibt. Tatsächlich erscheinen aber die Stäbchen der normalen Maus- und Rattenniere bei Anwendung der erwähnten Färbemethoden in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Kanälchenquer- und -schiefschnitte als homogene Gebilde, ohne die leiseste Andeutung körnchenartiger Strukturen oder Einlagerungen. Auch die genau nach den Angaben Altmanns gefärbten Schnitte stimmen vollkommen mit diesem Bilde überein, ein Umstand, welcher in jüngster Zeit von O. Störk (l. c.) erörtert wurde. Derselbe führt auch an, dass er in gleicher Weise die Stäbchenstrukturen zur Ansicht bringen konnte, wenn er Schnitte von Nierenstückchen, die in Altmanns Osmiumgemisch fixiert waren, mittelst H_2O_2 von der Osmierung befreite und nachträglich mit Heidenhains oder Mallorys Methode behandelte. Auf diese Weise liess sich eine eventuelle Beeinflussung der Stäbchen durch die Überosmiumsäure, im Sinne einer artefiziellen Umwandlung zu Körnchen als Osmiumeffekt, ausschliessen.

In gleicher Weise, nämlich im Sinne der Authenzität der ursprünglich homogenen Stäbchenstrukturen, wäre auch folgender Befund zu verwerten: Es wurden (durch gütige Vermittlung des Herrn Dr. Köhler, wissenschaftlichen Mitarbeiters der Zeisswerke in Jena) von einer entsprechenden Stelle eines Schnittes der normalen Mausniere Mikrophotogramme mittelst des Ultraviolettmikroskopes (Vergr. 1300) hergestellt (s. Taf. XIV). Dieselben

zeigen in einwandsfreier Weise die vollkommene Homogenität der Stäbchen, auch nicht die Andeutung irgendwelcher Körnchenstrukturen in denselben.

Das bisher Gesagte gilt zunächst für die tubuli contorti I. Ordnung; diejenigen II. Ordnung, sowie der breite Schenkel der Henleschen Schleife zeigen denselben Charakter in Bezug auf die Protoplasmastrukturen, nur sind die Zellen niedriger und die Stäbchen entsprechend kürzer. Es ist nicht immer leicht, die tubuli contorti I und II mit Sicherheit zu unterscheiden, eben wegen dieser Ähnlichkeit der Epithelstrukturen. Der dünne Schenkel der Henleschen Schleife, leicht erkennbar an seinem flachen Epithel mit welliger Lumenbegrenzung und den grossen vorstehenden Kernen, zeigt ein helleres Epithelprotoplasma mit feinen Körnchen und Fädchen, ohne die Regelmässigkeit der Stäbchenstrukturen der tubuli contorti.

Versuch I. Es wurden Mäuse im Hunger- und Durstzustande, von einem Tage an bis nahe zum Tode gehalten. Bis zum zweiten oder dritten Tage zeigte sich keine wesentliche Veränderung gegen die Norm. Vom dritten Tage an fanden sich fast in jedem Falle Abweichungen. Die Tiere verloren in drei Tagen durchschnittlich 22,2 % ihres Anfangsgewichtes. Die Veränderung im Epithel der tubuli contorti macht sich bemerkbar: 1. in der Verlaufsrichtung, 2. in der Form der Stäbchen und 3. durch deren Umwandlung in Körnchen. Die Veränderungen nahmen an Intensität vom dritten Tage an zu und zwar ungefähr proportionell der Zahl der Tage und dem Verluste der Tiere an Körpergewicht. Die Veränderungen der Stäbchenstrukturen waren am deutlichsten in der Nachbarschaft des Kernes zu sehen und stets gleichzeitig in vielen Zellen ein und desselben Körnchenquerschnittes. Es gilt dies sowohl für die Störungen in der Verlaufsrichtung der Stäbchen wie auch für ihre Formveränderungen. Letztere manifestieren sich teils als eine Zerbröckelung der Stäbchen in mehrere Fragmente oder dadurch, dass die Stäbchen kürzer, oder kürzer und dicker erscheinen. Sie können auch Anschwellungen an ihren Enden oder auch in der Mitte zeigen oder auch im ganzen eine körnige Beschaffenheit aufweisen, indem die Körnchen als auffallend

dunkle Punkte in der Kontinuität der im übrigen homogenen Stäbchen erscheinen. Gelegentlich sind die Stäbchen auch gekrümmt, wie verbogen. Besonders auffällig ist das Zerbröckeln in Stäbchenfragmente oder Körnchen, wie auch die erwähnten Auftreibungen. Im weiteren Verlaufe erfolgt die Umwandlung der Stäbchenstrukturen in Granula und es dürften alle die im vorangehenden erwähnten Veränderungen als ein Vorstadium hierzu angesehen werden. Die Granula sind dann zart, nur gelegentlich plumper, und färben sich in gleicher Intensität, wie normale Stäbchen. Nur lumenwärts zeigen einzelne eine blasse Färbung. Sie liegen im Basalteile der Zellen bis zum Kernniveau, und zwar meist reihenweise, der Längsachse der Zelle parallel angeordnet (Fig. 3).

Bisweilen ist ihre Anordnung auch eine mehr unregelmässige und oft kombinieren sich auch die erwähnten Unregelmässigkeiten der Stäbchenformen mit der Anwesenheit von Körnchen; dabei finden sich bisweilen die Stäbchenstrukturen mehr membrana propriawärts und die Körnchen liegen mehr lumenwärts.

Nach fünftägiger Fastperiode haben die Tiere durchschnittlich 36 % ihres ursprünglichen Gewichtes verloren. Die besprochenen Veränderungen haben an Extensität zugenommen, sodass nunmehr die Mehrzahl der Zellen unregelmässige und zerbröckelte Stäbchen oder Körnchen, oder beides führen. Insbesondere macht sich dabei die Verplumpung sowie auch die körnige Beschaffenheit des Stäbchenleibes vielfach geltend (vgl. hierzu die Zelle rechts unten in Fig. 5).

Die körnchenführenden Zellen lassen im grossen ganzen zwei Typen unterscheiden, Zellen mit feinen, und solche mit grösseren Körnchen, obwohl in sehr vielen auch beide Varianten vertreten sind. In Zellen des ersten Typus, welche also nur zarte Körnchen führen, sind dieselben im ganzen wohlgefärbt und liegen in linearer Anordnung im basalen Zellabschnitte (Fig. 4), nur gelegentlich in irregulärer Anordnung. Der zweite Typus enthält vorwiegend grosse oder mittelgrosse Körnchen, zwischen welchen gelegentlich feinere eingestreut sind. Von diesen grösseren Körnchen ist die Mehrzahl intensiv dunkel gefärbt, nur ein Teil erscheint blässer, bisweilen auch als dunkler Ring mit lichterem Zentrum. Ein wesentlicher Unterschied zwischen den beiden Zelltypen ist dadurch bedingt, dass bei dem zweiten Typus die

Zahl der Körnchen proportionell ihrer Grössenzunahme abnimmt; demgemäss erscheinen solche Zellen heller, durchsichtiger.

Auch bei dem zweiten Typus ist das Auftreten der Körnchen an den basalen Zellabschnitt gebunden, nur gelegentlich sieht man sie im helleren, lumenwärts gelegenen Protoplasmaanteile. Es ist letzteres insbesondere bei Kombination mit höheren Graden fettiger Degeneration der Fall und es macht dabei den Eindruck, als würden die Fetttropfen die Körnchen lumenwärts vor sich hertreiben; in solchen Zellen ist auch die Anordnung der Körnchen eine unregelmässigere, oft fehlt die Gruppierung in Reihen (Fig. 5).

Das Verhältnis der Reichlichkeit der zarten und der grösseren Granula in ein und derselben Zelle ist ein schwankendes, immer aber charakterisieren sich die schwereren Veränderungen in der Bildung einer grösseren Anzahl grober Körnchen.

Bei beiden Typen sind die Zellformen nicht immer regelmässig; häufig erscheinen sie angeschwollen, und insbesondere zeigen sie bei Anwesenheit von grossen Granulis unregelmässige Konturen des lumenbegrenzenden Abschnittes sowie die Bildung spaltförmiger oder ovaler oder mehr rundlicher Lücken oder Vakuolen im Protoplasma.

Es war im bisherigen ausschliesslich vom Epithel der tubul. contort. I die Rede. In den übrigen Harnkanälchenabschnitten erscheinen diese Veränderungen entweder in geringerem Grade oder sie können auch fehlen; in derRegel zeigt aber doch das äussere Bowmansche Epithel, die Übergangsstelle zum tubul. contort. I und auch die tubuli contorti II entsprechende Veränderungen der Stäbchenstrukturen, wenn auch in geringem Maß. Im Bereiche von Henles Schleife und den Sammelröhren zeigen die Zellen meist gar keine Veränderung und dementsprechend erscheinen diese Kanälchenabschnitte von dunklerem Aussehen und regulärerer Lumenbegrenzung als die anderen Kanalstücke.

Die Veränderungen im Sinne der fettigen Degeneration zeigten sich in ungleichmässiger Häufigkeit und Ausprägung bei den einzelnen Versuchstieren. Bei manchen waren sie höchst auffällig und stellten so einen vom Normalen wesentlich abweichenden Befund dar. Dass normalerweise Fetttröpfchen vorkommen, ist mit Sicherheit zu behaupten [vgl. hierzu auch Tischler (9) und Traina (10).] In unseren Nieren liegen sie (in leicht erkenn-

barer Weise — durch ihre Osmiumschwärzung — in den nach der Altmannschen Methode hergestellten Präparaten sichtbar) meist nahe der membrana propria in verschiedener Grösse, jedoch selten die Kerngrösse erreichend. Ausser diesen sieht man noch feinste, osmiumgeschwärzte Granula gerade an der Grenze des stäbchenhaltigen und des helleren Protoplasmaanteiles. Letztere Art von Körnchen fand ich auch bei anderen Versuchstieren und sie soll noch zur Sprache kommen.

Die Zellen mit den grösseren Fetttropfen sind meist körnchenführende Zellen und es scheint ein gewisses Verhältnis zwischen dem Auftreten der Fetttropfen und dem der Körnchen zu bestehen. Sie finden sich allerdings gelegentlich auch schon in Zellen mit erhaltenen Stäbchenstrukturen, aber hier sind sie immer noch kleiner und spärlicher.

In Versuch II erhielten die Mäuse keine feste Nahrung, nur Wasser, in Versuch III ausschliesslich trockenes Brot. Die Stäbchenveränderungen sind die gleichen wie beim Versuch I, wenn die Tiere in diesem Zustande bis nahe zum Tode gehalten wurden. Auch hier war die Schwere der Veränderungen der Dauer des Versuches proportional. Der schliessliche Verlust an Körpergewicht entspricht ungefähr dem in Versuch I, nämlich 35,6 und 36,9 % des Anfangsgewichtes. Die drei Versuche haben also entsprechend ihrer Gemeinsamkeit im Sinne der Unterernährung, resp. des Erhungerns oder Verdurstens bei entsprechender Dauer den gleichen Effekt auf die Tiere und die Stäbchenveränderung ist eine übereinstimmende.

Fassen wir diese Veränderungen kurz zusammen, so handelt es sich zunächst um Unregelmässigkeiten an den Stäbchen, nämlich in ihrer Stellung und Verteilung im Protoplasma sowie in ihrer Form, dann um eine Umwandlung derselben in feine Granula. Im späteren Stadium finden wir die schwereren Veränderungen in den Stäbchenstrukturen: Bildung von grösseren Körnchen und Schwund der zarten Stäbchen und der körnchenartigen Protoplasmastrukturen (normaler wie auch pathologischer Herkunft).

Unsere groben Körnchen scheinen identisch zu sein mit den Granulis pathologischer Nieren, die von mehreren Autoren als Hyalintropfen beschrieben wurden (in letzter Zeit als „tropfiges Hyalin" von O. Stoerk, l. c.). Der Umstand, dass sie häufig in Kombination mit den grösseren Formen der Fetttropfen zu

sehen sind und dass im Protoplasma solcher Zellen auch Zerfallsvorgänge durch die Bildung von Vakuolen zum Ausdrucke kommen, verleiht der Annahme, dass auch diese Körnchen als ein Kriterium degenerativer Veränderungen im Epithelprotoplasma angesehen werden dürfen, grösste Wahrscheinlichkeit.

Versuch IV (postmortale Veränderungen). Dannehl (11) untersuchte (1892) die postmortalen Veränderungen der Altmannschen Strukturen und kam an der Kaninchenniere zu folgenden Ergebnissen: „Die nach 24 Stunden eingetretenen Veränderungen entsprechen denen in der Katzenniere. Granula sind noch in allen Zellen vorhanden, doch fehlt meist ihre regelmässige Anordnung, sie liegen vielmehr in Klumpen zusammen an der Basis der Epithelzellen. Am besten sichtbar sind die grossen zerstreuten Granula, die noch an vielen Stellen als isolierte, deutlich ringförmige Lage um die Kerne hervortreten und auch innerhalb der Lumina angetroffen werden. Nach 24 Stunden sind deutliche Granula nicht mehr sichtbar. An einzelnen Stellen erkennt man noch diffuse Rotfärbung, an andern hat eine gleichmässige Gelbfärbung des ganzen Gewebes stattgefunden."

Zum Studium der Frage der postmortalen Veränderung wurden Ratten und Mäuse, bei welchen mit Sicherheit der Norm entsprechende Nierenbeschaffenheit vorauszusetzen war, getötet, sodann Nierenanteile unmittelbar post mortem (als Kontrollobjekte), andere sechs, andere 24 Stunden später, nachdem die toten Tiere in den Eisschrank gelegt worden waren, entnommen und mit gleichen Methoden untersucht.

Schon sechs Stunden post mortem fanden sich Abweichungen von der Norm. Diese Abweichungen sind im grossen und ganzen bei Ratten und Mäusen identisch, bei letzteren scheinen sie sich aber etwas früher und in ausgeprägterem Grade zu zeigen.

Im nun folgenden sei nur von der Rattenniere die Rede. Das Epithel letzterer Niere zeigt sechs Stunden post mortem ähnliche Veränderungen wie sie bei den erhungerten Tieren beobachtet werden konnten. Dieselben bestehen in dem Auftreten von Unregelmässigkeiten der Lagerung, des Verlaufes, sowie der Form der Stäbchenstrukturen und in der Bildung von Körnchen. Im grossen und ganzen sind die Zellformen noch recht gut erhalten, diejenigen der tubuli contorti I aber weisen schon Veränderungen auf, insbesondere durch das Auftreten von

Vakuolen im Protoplasma. Gerade in diesen Kanälchenabschnitten sieht man an den Stäbchenstrukturen, wie erwähnt, die Veränderungen in Übereinstimmung mit denen der Erhungerung; es finden sich nur insoferne Abweichungen, als hier die Stäbchen sehr häufig plumper, wie angeschwollen aussehen, auch ohne Verringerung ihres Längsdurchmessers; auch ist ihr Kontur nicht so scharf wie gewöhnlich. Sichtlich ist dabei die Entstehung der vorhandenen Körnchen auf einen Zerfall der Stäbchenstrukturen zurückzuführen. Meist liegen die Körnchen im basalen Abschnitte der Zellen bis zum Kernniveau, öfters reichen sie nicht einmal soweit hinauf. Ursprünglich bilden sie noch Körnchenreihen, welche untereinander und mit der Längsachse der Zelle parallel verlaufen (Fig. 6); im weiteren schwindet dann diese Regelmässigkeit der Anordnung. Ihrer Mehrheit nach entsprechen die Körnchen dem feineren oder mittleren Typus, nur gelegentlich finden sich gröbere Formen. Die Färbefähigkeit der Strukturen ist gegen die Norm verringert, und im allgemeinen sehen die Zellen mit Körnchen blässer aus als diejenigen mit Stäbchenstrukturen. Das Gesagte gilt wiederum nur für die tubuli contorti I, die übrigen Kanalabschnitte färben sich ganz blass und können dadurch schon bei schwacher Vergrösserung unterschieden werden.

24 Stunden post mortem finden sich die bisher erwähnten Veränderungen in den tubuli contorti I in beträchtlich erhöhtem Maße, es gibt aber auch schon Zellen, deren Protoplasmastrukturen überhaupt verschwunden sind, so dass diese Zellen wie leer erscheinen. Im strukturenhältigen überwiegt das Bild der Granula; letztere haben an Grösse und Anzahl abgenommen, manche von ihnen weisen auch herabgesetzte Färbefähigkeit auf. Man sieht so nebeneinander grosse, mittelgrosse und feine Granula in ungleichmässiger Menge und mit schwankender Färbeintensität. Immerhin zeigt noch ein grosser Teil dieser Granula die Färbeintensität normaler Strukturen (Fig. 7).

Die Zellformen sind ausgesprochen unregelmässiger als in den Nieren 6 Stunden post mortem, einzelne Zellen lösen sich schon von der membrana propria ab, und es finden sich reichlich Bilder des beginnenden Zerfalles in Form rundlicher, ovaler und unregelmässig begrenzter Protoplasmavakuolen. Die Zellveränderungen in den Abschnitten nach den tubuli contorti I sind

minder ausgeprägt; die Zellen färben sich im ganzen blässer und enthalten in geringer Zahl vorwiegend zarte Strukturen mit blasser Färbung. Nur gelegentlich finden sich Körnchen in der Färbeintensität normaler Stäbchen, vereinzelt sieht man auch recht plumpe Granula, oft sind die Körnchen auch so zart und blass gefärbt, dass sie nur schwer erkennbar sind.

Resumé: Im grossen und ganzen sind die Veränderungen ähnlich denjenigen bei den Versuchen I, II und III, inbegriffen das Vorkommen grosser Granula, der Unterschied liegt aber in der ausgeprägteren Abnahme der Färbefähigkeit, insbesondere an den feineren Strukturen.

Versuch V. Um festzustellen, ob Beeinflussungen des Sekretionsvorganges von Einfluss auf die Stäbchenstrukturen wären, wurden folgende Tierexperimente angestellt:

(1. bis 4. Mäuseversuch, das letzte Experiment dieser Gruppe Rattenversuch.)

1. Dreitägiges Fasten, gefolgt von dreitägiger Milchernährung.
2. Dreitägige Ernährung mit trockenem Brot ohne irgendwelche Flüssigkeit, gefolgt von dreitägiger Milchernährung.
3. Dreistündiger Aufenthalt im 36° Thermostaten, dann Verabreichung von Wasser durch zwei Stunden.
4. Fünfstündiger Aufenthalt im 36° Thermostaten, dann Verabreichung von Milch durch 5—10 Stunden.
5. Injektionsversuch von Diuretin in kleinsten Dosen bei Ratten subkutan in die Bauchdecke.

Bei allen diesen Experimenten wurden Veränderungen der Stäbchenstrukturen erzielt, welche denjenigen gleichen, die in der nächstfolgenden Versuchsanordnung beschrieben werden sollen, nämlich Unregelmässigkeiten in der Verteilung und Struktur der Stäbchen, Zerfall derselben und Bildung feiner Granula.

Diese Veränderungen sind bei weitem minderweitgehend als im vorhergehenden Versuche (postmortale Veränderungen) und zeigen eine verschiedene Ausprägung, der verschiedenen Versuchsanordnung entsprechend. Bei Versuchsanordnung 1, 2 und 3 waren die Veränderungen wenigstens bei einigen Tieren nur ganz geringe, bei den Versuchen 4 und 5 viel ausgeprägter. Ich kann auf ihre Beschreibung verzichten wegen der Identität der Veränderungen mit denjenigen in den nächstfolgenden Versuchsreihen.

Hyaline Zylinder fehlten, doch fanden sich in manchem Lumen dunkle unregelmässig gefärbte Massen.

Versuch VI. Es wurden Mäuse ausschliesslich mit hartgekochten Eiern und Wasser ernährt und zwar durch 2, 3, 4, 5, 6, 7, 16 und 34 Tage. Die folgende Tabelle zeigt ihr Anfangs- und Endgewicht.

	Tage	Anfangsgewicht	Endgewicht	Gewichtsveränderung
VI 1	2	12,5 gr	12,3 gr	— 0,2
	2	11,7 „	11,6 „	— 0,1
VI 2	3	14,8 „	14,5 „	— 0,3
	3	14,0 „	13,2 „	— 0,8
	3	14,3 „	13,0 „	— 1,3
VI 3	4	21,5 „	20,2 „	— 1,3
	5	10,9 „	10,3 „	— 0,6
	6	12,5 „	12,8 „	+ 0,3
VI 4	7	17,1 „	16,9 „	— 0,2
	7	18,1 „	18,0 „	— 0,1
VI 5	16	17,7 „	17,9 „	+ 0,2
	16	19,2 „	17,5 „	— 1,7
VI 6	34	14,5 „	24,0 „	+ 9,5
	34	18,8 „	28,5 „	+ 9,7
	34	18,5 „	22,2 „	+ 3,7

Wie diese Tabelle ergibt, hat keines der Tiere wesentlich an Gewicht verloren, und es zeigt sich, dass die Tiere, welche durch längere Zeit in der Versuchsanordnung gehalten wurden, relativ weniger Körpergewicht verloren haben, einzelne sogar an Gewicht zugenommen haben (auch mit Ausschaltung derjenigen, welche in der Zwischenzeit trächtig geworden waren).

VI 1. Die Schnitte von den Mausnieren nach zweitägiger Eidiät zeigen schon Abweichungen von der normalen Stäbchenstruktur und zwar in folgender Weise: Zunächst treten Unregelmässigkeiten in der Verteilung, im Verlaufe und in der Form der Stäbchenstrukturen auf. Die Mehrzahl der Zellprotoplasmen in den tubuli contorti I enthalten zerbröckelte Stäbchenstrukturen;

dieselben liegen im grossen und ganzen noch der Zellachse parallel, in einer Erstreckung von der membrana propria bis zur Kernhöhe, bisweilen auch etwas darüber hinaus. Gelegentlich verlieren sie auch diese reguläre Anordnung, insbesondere in der Kernnähe; oft finden sich zwischen ihnen auch feine Körnchen. Die Färbeintensität hat gegen die Norm ein wenig abgenommen und die einzelnen Stäbchen zeigen mannigfache Deformierungen, wie Verdickung, Verkrümmung und Veränderungen der Homogenität im Sinne der Körnelung. Letztere Veränderung ist besonders ausgeprägt und solche Stäbchen erscheinen oft als eine Kette von Körnchen, verbunden durch eine etwas heller gefärbte Masse.

Weiters zeigt sich dann die Umwandlung solcher Stäbchenstrukturen in zarte Körnchen derart, dass die Zellprotoplasmen statt der fragmentierten und unregelmässigen Stäbchenstrukturen dunkel gefärbte, feine Granula enthalten, meist in Reihen geordnet, oft auch in unregelmässiger Weise über das Protoplasma verstreut. Dabei erstrecken sich die Körnchen häufig über das Kernniveau hinauf und es wölbt sich dabei auch recht häufig der lumenwärts gekehrte Zellanteil in das Lumen vor, erfüllt von dicht gruppierten, zarten Körnchen, ähnlich wie es Altmann in seinen Bilder von dem sezernierenden Nierenepithel darstellt.

Die beiden besprochenen Arten von Veränderungen sind meist kombiniert vorhanden, häufig auch so, dass in ein und derselben Zelle der basale Abschnitt die irregulären Stäbchenstrukturen, der lumenwärts gekehrte Anteil die Körnchen aufweist. Bis auf die erwähnte häufige Anschwellung der Zellen und das Vorragen ihrer Kuppe ins Lumen, ist die Zellform meist eine regelmässige. Die Veränderung der Protoplasmastrukturen betrifft vorwiegend die tubuli contorti I, die übrigen Abschnitte zeigen meist nur leichte Veränderungen der Stäbchenstrukturen, die Sammelröhren bleiben unverändert.

Gelegentlich zeigen die tubuli contorti Epithelabfall und hie und da findet sich Zelldetritus im Lumen der Harnkanälchen.

VI[2]. Nach dreitägiger Eidiät zeigen die tubuli contorti I zu den im vorigen besprochenen Veränderungen noch weitere im Sinne des Auftretens mittelgrosser und plumper Körnchen im Protoplasma (Fig. 8), einzelne auch eine Herabsetzung der Färbeintensität der Stäbchenstrukturen. Gelegentlich sieht man Zellen, deren Protoplasma eine diffus dunkle Färbung aufweist. Die Granula

liegen meist im Basalteile, teils in Reihen, teils in mehr unregelmässiger Anordnung und sie zeigen grössere Varianten der Färbefähigkeit. Manche färben sich ganz blass, manche grau mit hellem Zentrum, die Mehrzahl aber recht dunkel. Zwischen diesen gröberen Granulis liegen kurze plumpe Stäbchen, deren Form bisweilen daran denken lässt, dass die grossen Granula zum Teil aus angeschwollenen, kurzen Stäbchen hervorgegangen sein könnten, obwohl sie, wie ich glauben möchte, meist durch Confluenz feiner Granula entstanden zu sein scheinen. In diesem Sinne scheint mir auch der Umstand zu sprechen, dass die Zellen mit groben Granulis, welche immer recht hell und durchscheinend aussehen, stets eine geringere Zahl von Körnchen enthalten, als die mit feinen Granulis. Die Form der Zellen ist dabei oft eine recht unregelmässige, der angeschwollene Protoplasmaleib enthält, besonders in seinen mittleren Anteilen, häufig zahlreiche Vakuolen. Die Bildung grober Granula liesse sich schon darum kaum als ein Produkt normaler Sekretion erklären, weil in den Präparaten von den Tieren mit 5-, 7- und 16 tägiger Fütterung diese Granula vollständig fehlen. Die übrigen Harnkanälchenabschnitte zeigen entweder überhaupt keine Veränderung oder nur geringe Abweichung von der gewöhnlichen Form der Strukturen im Sinne von Verlaufs- und Formirregularitäten der Stäbchenstrukturen. Gelegentlich erscheinen letztere auch körnig; die Sammelröhren zeigen keine Veränderung.

VI³. Nach 4- und 5 tägiger Eidiät sind die erwähnten grossen Granula und die starken Veränderungen der Stäbchenstrukturen nicht mehr zu finden, vielmehr gleicht das Bild wiederum demjenigen nach 2 tägiger Eidiät. Die Färbeintensität der Stäbchen und Granula ist gegen die Norm verringert, gelegentlich sieht man auch auffallend, etwa bis zur doppelten oder dreifachen Grösse der Norm, angeschwollene Kerne. Die Zahl der Protoplasmastrukturen scheint im allgemeinen gegen die Norm verringert zu sein.

VI⁴. Nach 7 tägiger Eidiät sind die Veränderungen der Stäbchenstrukturen die gleichen, wie sie nach 3 tägiger Eidiät beschrieben wurden; nur fehlen hier die gröberen Körnchen, die in den Präparaten des Versuches VI² zu sehen waren. Die Färbeintensität und die Zahl der Protoplasmastrukturen scheint noch mehr abgenommen zu haben und demgemäss präsentieren sich

auch die Zellen der tubuli contorti I auffallend heller. Ihre Mehrzahl erscheint angeschwollen, ins Lumen vorragend (Fig. 12). Auch die Kerne sind häufig vergrössert. Gelegentlich färbt sich auch das Zellprotoplasma diffus dunkel. In manchen Kanälchen zeigen die Epithelien durch Lockerung ihres Zusammenhanges mit der Basalmembran den Beginn der Desquamation. Solche Zellen sind aufgeschwollen und ihr Protoplasma enthält in seinem lumenwärts gelegenen Anteile Vakuolen und einige wenige, zart gefärbte Körnchen, ihr Basalabschnitt ist mit zarten blassgefärbten Körnchen erfüllt. Im Lumen finden sich oft abgestossene Epithelien (Fig. 9), nebst Zelldetritus und unregelmässigen, dunkelgefärbten Massen und hyalinen Zylindern.

Die hyalinen Zylinder wurden nicht nur in den Präparaten von Versuch VI[4] gesehen, sondern auch in den Bildern nach dreitägiger und jenen nach 16 tägiger Eidiät, und wären wahrscheinlich auch in den anderen Versuchen nachzuweisen gewesen, wenn eine entsprechend grosse Anzahl von Schnitten darauf hin durchsucht worden wäre. Die hyalinen Zylinder und die erwähnten, unregelmässig geformten Massen färben sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwarz, mit Mallorys Methode orangerot, nach der Altmannschen ziegelrot und mit Weigerts Fibrinfärbung blauviolett. Das mehr Vereinzelte ihres Vorkommens liesse zunächst daran denken, ob ihr Vorkommen nicht etwa auf gleiche Stufe zu stellen wäre mit den von einer Reihe von Autoren sichergestellten Befunden von hyalinen Zylindern in normalen Nieren. Andererseits aber liesse vielleicht doch die Übereinstimmung in der Färbung sowohl mancher Granulaformen, wie auch der beschriebenen unregelmässigen Massen im Lumen mit der Färbung der Zylinder an eine innigere Beziehung dieser Formationen untereinander denken; ich möchte aber dieser Frage an der Hand meines Materiales nicht näherzutreten versuchen und begnüge mich mit dem Hinweise auf die bezüglichen, die Zylinderbildung betreffenden Ausführungen bei Lubarsch (12) wie auch bei O. Stoerk (l. c.).

Auch bei dieser Versuchsdauer zeigen die übrigen Kanalabschnitte nur geringe Veränderungen der an den tubuli contorti I besprochenen Art, mit Freibleiben der tubuli recti. Die tubuli contorti II scheinen mir hier etwas stärker verändert

VI[5]. Nach 16 tägiger Fütterung zeigen sich Veränderungen, welche sich vollkommen mit den in Versuchen VI[4] gewonnenen Bildern decken. Nur gelegentlich finden sich in den tubuli contorti I auffallend blass gefärbte und zarte Stäbchen, welche vielleicht an die Möglichkeit von Stäbchenneubildung denken lassen. Die Lumina führen häufig Zylinder und die dunkel gefärbten unregelmässigen Massen, gelegentlich finden sich in der Rinde auch Kalkmassen, teils in zugrunde gehenden Zellen, teils frei im Kanälchenlumen. Im letzteren Falle können die umgebenden, auskleidenden Zellen auch stärker abgeplattet erscheinen.

Die Nieren beider Versuchstiere erscheinen im frischen Zustande auffällig vergrössert und etwas blass.

VI[6]. Nach 34 tägiger Fütterung sind die Veränderungen ähnliche wie nach siebentägiger Fütterung, aber noch weniger ausgesprochen. Zelldesquamationen kamen hier nicht vor.

Alle beschriebenen Veränderungen mit Ausnahme des Auftretens der grossen Granula in der Versuchsanordnung VI[2] dürften vielleicht als Ausdruck einer Erhöhung der Sekretionsintensität gedeutet werden. Diese Erhöhung wäre zurückzuführen auf die vermehrte Stickstoffzufuhr in der Ernährung.[1])

Besonders wäre auf das Vorkommen von Stäbchenstrukturen unter dem Bilde von Körnchenreihen, entsprechend der Darstellung Altmanns und Arnolds, hinzuweisen. Auch die so markierte, fast ausschliessliche Beteiligung der tubuli contorti I als Hauptträger der Sekretionsvorgänge ist bemerkenswert, gleichfalls in Übereinstimmung mit den Experimenten Arnolds (8), Ribberts (13), Nussbaums (14), Dresers (15), Heidenhains (16).

---

[1]) Vergl. hierzu die Angabe in Hermanns Handbuch der Physiologie (1881) Bd. VI, H. 1, S. 104—105: . . . „Zunahme der Eiweisszersetzung bei wachsender Eiweisszufuhr. Alle, welche Versuche in dieser Richtung angestellt haben, bestätigen, dass die Stickstoffausscheidung im Harne, also die Eiweisszersetzung im Körper, alsbald in auffallendem Grade wächst, sobald Eiweiss in den Darm eingeführt wird. Dies tritt schon aus den Bestimmungen der Harnstoffausscheidung bei Menschen, deren Kost verschiedene Mengen von Eiweiss enthält, hervor. Aus diesem Grunde ist in der Mehrzahl der Fälle die Menge des Harnstoffes bei animalischer Kost grösser als bei vegetabilischer oder bei einer nur aus stickstoff freien Stoffen zusammengesetzten. Genauer sind die an fleischfressenden Tieren nach Zufuhr von Fleisch erhaltenen Resultate . . .“

Das Auftreten der grossen Körnchen kombiniert mit dem reichlicheren Vorkommen von hyalinen Zylindern gestatten wohl die Auffassung, dieselben als Produkte pathologischer Vorgänge anzusehen. Der Umstand, dass sie erst nach einer gewissen Dauer der Eidiät auftreten, um dann nach einiger Zeit wieder zu verschwinden, lässt vielleicht daran denken, dass es sich dabei um Vorgänge handelt, deren Ursache im Darmkanale zu suchen ist, im Sinne eines allmählich sich einstellenden und dann allmählich wieder verschwindenden autotoxischen Prozesses im Anschlusse an die spezifische Ernährung.

Versuch VII. Es wurde Ratten subcutan 0,1 gr Diuretin [1]) in die Bauchwand injiziert, die Tiere 5 Stunden später getötet; sie hatten keinerlei Vergiftungssymptome gezeigt.

Die Stäbchenstrukturen zeigen Unregelmässigkeit der Lagerung, Verlaufsrichtung und Form und bilden Körnchen. Die einzelnen Fälle zeigen diese Veränderungen in verschiedener Ausprägung und im folgenden sollen nur die Fälle mit den ausgesprochensten Veränderungen beschrieben werden.

Bei solchen Fällen sind in den tubuli contorti I überhaupt unveränderte Zellen selten und es scheinen sich die Veränderungen etwa in folgender Entwicklungsreihe einzustellen. Zunächst zerfallen die Stäbchen in Stücke, unter gleichzeitiger Bildung anderer Unregelmässigkeiten, wie Plumpheit ihrer Form oder Anschwellungen an einzelnen Stellen, Verkrümmung oder

[1]) Vergl. hierzu Ergebnisse der Physiologie, Jahrg. 1, Abteilung 1, Biochemie, S. 434—435: „Theobromin-Natriumsalicylicum, eine Doppelverbindung von Theobromin - Natrium und Natriumsalicylat. V. Schröder hat die Ansicht ausgesprochen, dass die Wirkung des Coffeins auf direkter Reizung des sezernierenden Nierenepithels, speziell in den gewundenen Kanälchen beruht, doch hat sein Schüler Ruedel später auch die Möglichkeit angedeutet, dass die Coffeinwirkung sich auch auf das Glomerulusepithel erstrecke. Erst Schröder gelingt es durch einwandsfreie Methodik zu zeigen, dass die Coffeinwirkung eine Nierenwirkung ist. Es ergab sich nämlich, dass die diuretische Wirkung des Coffeins nur dann mit Sicherheit eintrat, wenn seine Wirkung auf die Gefässe entweder durch Lähmung des Gefässnervenzentrums mit Chloralhydrat, Urethan und anderen Narkoticis, oder durch Zerreissung der Nierennerven ausgeschaltet worden war. Ebenso wie Coffein wirkt auch Theobromin, nur fehlt ihm die zentral erregende Wirkung.“

körnigem Aussehen. Besonders die letzterwähnte Veränderung ist häufig sehr ausgesprochen, und es kommt so zur Umbildung der Stäbchen zu Körnchenreihen (Fig. 13). Die Unregelmässigkeit in Anordnung und Verlauf der Stäbchen zeigt sich zunächst in der Nachbarschaft des Kernes und gegen das Lumen hin. Die Menge der Stäbchen in den einzelnen Zellen ist eine schwankende, bisweilen scheinen sie dicht gelagert, andere Protoplasmen enthalten sie auch nur in spärlicher Zahl. Ihre Färbefähigkeit ist nicht herabgesetzt. Entsprechend der Schwere der Veränderung zeigen sich zarte Körnchen in immer grösserer Anzahl, bis schliesslich die Zellen von ihnen allein erfüllt sein können, wobei sie zunächst im Basalabschnitt, bis zum Kern hinauf, lagern, oft aber auch bis ans Lumen heranreichen können. Sie liegen dabei entweder noch in parallel verlaufender Reihenstellung oder auch ganz unregelmässig (Fig. 14) und färben sich meist in der Intensität normaler Strukturen, nur einzelne blässer.

In vielen Zellen erscheinen die lumenwärts gekehrten Protoplasmaanteile wie ausgezerrt, mit unregelmässigen Formen ins Lumen vorspringend. Oft enthalten diese Vorsprünge gut gefärbte Granula und unregelmässige, kurze Stäbchenstrukturen. In zahlreichen Kanälchen liegen dunkelgefärbte Massen und die ebenerwähnten, unregelmässigen Zellfortsätze scheinen bisweilen mit diesen geradezu in Berührung zu stehen. Die Mehrzahl der körnchenführenden Zellen erscheint angeschwollen, manche Zellen weisen auch ein diffus dunklergefärbtes Protoplasma auf, so dass in diesen die feinen Protoplasmastrukturen undeutlich werden.

Die übrigen Kanälchenabschnitte zeigen die Veränderungen in bedeutend geringerem Maße, öfters sieht man auch ganz intakte Stäbchenstrukturen. Gänzlich unverändert bleiben die Sammelröhren. In allen diesen Abschnitten erscheinen die Zellen heller, durchsichtiger.

Es ergibt sich also als Hauptmerkmal der Veränderung der Zerfall der Stäbchen mit Umwandlung in kurze Stücke und feine Granula; grobe Granula scheinen bei dieser Versuchsanordnung nicht vorzukommen.

Überblicken wir im grossen und ganzen die morphologischen Varianten, welche wir durch verschiedenartige Beeinflussungen der Nierensekretion erzielen konnten, so lässt sich im allgemeinen

sagen, dass die erste Abweichung vom regulären Typus der homogenen Stäbchenstruktur in jener Form besteht, bei welcher in der Kontinuität des Stäbchens körnchenartige Anschwellungen auftreten, welche durch eine Auftreibung der Kontur an dieser Stelle, sowie durch intensivere Färbung sich von der Grundmasse des Stäbchens, wenn diese Bezeichnung gestattet ist, unterscheiden. Solche Bilder mögen das Substrat jener Schilderungen geboten haben, welche wir in der Darstellung v. Ebners und Arnolds besprochen finden. Die weitere Entwicklung ist dann in zwei Richtungen möglich: Zerfall in Stäbchenstücke oder Umwandlung in eine Körnchenreihe. Es macht dabei den Eindruck, als würde die Körnchenreihenbildung der Einwirkung eines minder heftig einwirkenden sekretorischen Stimulans entsprechen. (Wir sahen sie besonders reichlich in den Versuchen VI und VII.) Es liegt kein Grund vor, in diesen morphologischen Veränderungen etwas den physiologischen Rahmen Überschreitendes zu sehen. Wir würden erst die mehrfach erwähnten, grossen Granula als pathologische Formationen im Sekretionsverlaufe ansprechen.

Es kamen im früheren gelegentlich auch die Bilder fettiger Degeneration als zweifellos pathologische Veränderungen zur Sprache, als solche waren sie durch die auffällige Grösse und Zahl der gebildeten Tropfen erkennbar. Ich möchte hierzu noch eine Beobachtung in Kürze anführen. In manchen Nieren, und zwar sowohl von gesunden, wie auch von Versuchstieren, sah ich feinste Extraktionslücken im Protoplasma der tubuli contorti gerade an der Grenze zwischen dem stäbchenführenden Basalabschnitt und dem hellen, lumenwärts gekehrten Anteile. Die Häufigkeit ihres Vorkommens ist eine wechselnde, bisweilen bilden sie im Kanälchenquerschnitte geradezu einen Ring in entsprechendem Abstande rings um das Lumen. Es zeigten sich nun in Osmiumpräparaten von den Versuchen I, II und III, insbesondere von den beiden letzteren, gelegentlich aber auch in normalen Nieren und auch in solchen von anderen Versuchen im Zellprotoplasma durch Osmium schwarz gefärbte Körnchen oder Tropfen, gerade im früher erwähnten Zellniveau, gelegentlich auch in Gemeinsamkeit des Auftretens mit solchen Extraktionslücken, so dass eine ursprüngliche Identität der beiden Formationen, nämlich der Extraktionslücken und der osmiumgeschwärzten Tröpfchen wahrscheinlich ist. (Auch bei Anwendung verschiedenartiger Ein-

bettungsmethoden, insbesondere auch bei Verwendung von Petroläther als Paraffinlösungsmittel, war die Bildung von Extraktionslücken nicht zu verhindern.) Die Identität der beiden vorausgesetzt, bin ich nicht in der Lage, Näheres darüber auszusagen, warum die in Tröpfchenform erscheinende Substanz in einem Falle extrahiert wurde, im anderen sich resistent erwies. Ihre Fettnatur ist gemäss ihrer Osmiumschwärzung eine wahrscheinliche. Sie verdient als unter physiologischen Umständen vorkommendes Element des Nierenepithelprotoplasmas Berücksichtigung und ich begnüge mich mit diesem Hinweise, ohne auf die unserem Thema fernstehende Frage des Fettbefundes im physiologischen Nierenepithel näher einzugehen.

Ich gelangte auf Grund der auf experimenteller Basis gewonnenen Befunde zu folgenden Vorstellungen:

1. Die Stäbchenstrukturen des normalen Nierenepithelprotoplasmas sind homogene zylindrische Gebilde. Körnchenhältige Stäbchen und Umwandlung in Körnchenreihen, wie sie von einer Anzahl von Autoren als normale Befunde beschrieben und abgebildet wurden, stellen ein sekretorisches Stadium der Stäbchenformationen dar, sie bilden aber auch in einer für die bisherige Methodik nicht unterscheidbaren Weise die Übergangsformen zu den Bildern degenerativer Veränderung.
2. Nicht nur Formabweichungen, sondern auch Verlaufsanomalien der Stäbchen finden sich, ebenso wie die Bildung zarter Granula, sowohl unter physiologischen Umständen wie auch in den Anfangsstadien pathologischer Zustände.
3. Das Auftreten grober Granula ist nur unter pathologischen Umständen zu beobachten.

Literaturverzeichnis.

1. Altmann: Die Elementarorganismen und ihre Beziehung zu den Zellen. Leipzig 1894.
2. Israel, O.: Die anämische Nekrose der Nierenepithelien. Virchows Archiv, Bd. 123, 1891.
3. Burmeister: Beiträge zur Histogenese der akuten Nierenentzündung. Virchows Archiv, Bd. 137, 1894.
4. Landsteiner, K.: Über degenerative Veränderungen der Nierenepithelien. Wiener klinische Wochenschrift 1901, No. 41.
   Derselbe: Über trübe Schwellung. Zieglers Beiträge, Bd. 33.
5. Stoerk, O.: Über „Protagon" und über die grosse weisse Niere. Aus den Sitzungsberichten der k. Akademie der Wissenschaften in Wien, mathem.-naturw. Klasse, Bd. CXV, Abt. III, Februar 1906.
6. Pfister, M.: Zur Granulabildung bei Nierenentzündung. Arnolds Festschrift, Zieglers Beiträge 1905.
7. v. Ebner: In Köllikers Handbuch der Gewebelehre, Bd. 3, Heft 1, 1899.
8. Arnold, G.: Über Plasmosomen und Granula der Nierenepithelien. Virchows Archiv, Bd. 169, 1902.
9. Tischler: Über den Fettgehalt von Niereninfarcten, zugleich ein Beitrag zur Frage der Fettdegeneration. Virchows Archiv, Bd. 170, 1902.
10. Traina, R.: Über das Verhalten des Fettes und der Zellgranula bei chronischen und akuten Hungerzuständen. Zieglers Beiträge, Bd. 35, 1904.
11. Dannehl, P.: Über die cadaverösen Veränderungen der Altmannschen Granula. Virchows Archiv, Bd. 128, 1892.
12. Lubarsch, O.: Über die Natur und Entstehung der Nierenzylinder. Zentralblatt für allgemeine Pathologie und path. Anatomie, Bd. 3, 1892.
13. Ribbert: Ergebnisse der Physiologie. Erster Jahrgang. I. Abteilung. Biochemie. S. 430, 1902.
14. Nussbaum: Ibidem, S. 430.
15. Dreser: Ibidem, S. 432 u. 433.
16. Heidenhain, Hermann: Handbuch der Physiologie, 1883, Bd. V, Heft I, S. 345—349.

Aus dem histologischen Institute der deutschen Universität in Prag.
Vorstand: Prof. Dr. Sigmund Mayer.

Über die Entwicklung des sympathischen Nervensystems der Säugetiere.

Von
Prof. Dr. **Alfred Kohn,**
Assistenten am Institute.

Hierzu Tafel XV—XVII und 3 Textfiguren.

Inhalt:

A. Spezieller Teil.
1. Literaturübersicht 266
2. Material und Methodik 273
3. Eigene Beobachtungen 274

B. Allgemeiner Teil.
1. Zusammenfassende Darstellung 294
2. Vergleichung der Sympathicusentwicklung der Säuger mit der anderer Wirbeltiere 297
3. Kritik anderer Anschauungen 304
4. Die Neurozyten 307
5. Schluss 311

C. Erklärung der Abbildungen 312
D. Literatur 314

A. Spezieller Teil.

1. Literaturübersicht.

Über die Entwicklung des sympathischen Nervensystems sind unsere Kenntnisse noch recht unbefriedigend. Die in Lehr- und Handbüchern üblichen Darstellungen leiden an grosser Unklarheit und Unbestimmtheit. Das gilt ganz besonders vom Sympathicus der Säugetiere. Man glaubt — oder es wird wenigstens fast allgemein gelehrt, dass das sympathische Nervensystem vom cerebrospinalen abstamme, also ektodermaler Abkunft sei. Aber nur für die Selachier liess sich dies bisher überzeugend nachweisen; für alle anderen Wirbeltiere ist der Entwicklungsvorgang noch nicht genügend aufgeklärt.

Grundlegend wurde die Darstellung Balfours (1877, 1881), nach welcher die sympathischen Ganglien bei den Selachiern zuerst als begrenzte Anschwellungen an den Hauptstämmen der Spinalnerven, etwas unterhalb ihrer Ganglien, sichtbar werden. Dann rücken sie vom Nerven medianwärts ab, bleiben aber durch einen kurzen Verbindungsast immer mit ihm verbunden.

Damit war tatsächlich der Nachweis erbracht, dass die sympathischen Ganglien der Selachier vom cerebrospinalen Nervensystem — also mittelbar vom Ektoderm — abstammen, und man war in der Folgezeit eifrig bemüht, die Entwicklung des Sympathicus bei allen Wirbeltieren auf dieselbe einfache Formel zurückzuführen.

Balfours Beobachtungen wurden von allen folgenden Untersuchern bestätigt. (Ónodi, Van Wyhe, C. Rabl, Mazzarelli, C. K. Hoffmann.) Doch schleicht sich allmählich eine scheinbar belanglose Abänderung der ursprünglichen Darstellung ein, welche aber ausreichte, die Anschauungen über die Entwicklung des Sympathicus auf eine falsche Bahn zu drängen. Es sind bald nicht mehr — wie bei Balfour — die Spinalnerven, an denen die sympathischen Ganglien zuerst sichtbar werden, sondern diese sollen sich unmittelbar von den Spinalganglien selbst ablösen.

An den ventralen verschmächtigten Enden der Intervertebralganglien tritt — nach Ónodi — segmental eine Zellproliferation auf, welche die Anlage je eines sympathischen Ganglions hervorbringt. Die so entstandenen Grenzstrangganglien schnüren sich ab, rücken medianwärts und entfernen sich infolge der Zunahme des Zwischengewebes immer weiter von ihrem Ursprungsorte.

Ähnlich schildert C. Rabl die Entstehung der sympathischen Ganglien der Selachier. Sie werden als spindelförmige, endständige Verdickungen an den ventralen, in die Länge gezogenen Fortsätzen der Spinalganglien angelegt, gelangen allmählich an die Kardinalvenen, bleiben aber stets durch einen Ramus communicans, der auch Ganglienzellen führt, mit den Spinalnerven in Verbindung.

Van Wyhe bestätigt jedoch die ursprünglichen Angaben Balfours, dass die erste Entwicklung der sympathischen Ganglien an den Spinalnerven statthabe, und aufs bestimmteste hat sich C. K. Hoffmann in gleichem Sinne ausgesprochen.

Während die anderen Autoren der Frage keine besondere Aufmerksamkeit schenkten, hat Hoffmann eingehend geprüft, ob der Spinalnerv oder das Ganglion als die Bildungsstätte des Sympathicus anzusehen sei. Er entschied im Sinne Balfours: Nur in jenen Körpersegmenten, deren dorsale Nervenwurzeln Gelegenheit finden, sich mit den zugehörigen ventralen Wurzeln zu vereinigen, entstehen bei den Selachiern sympathische Ganglien. Wo ein Zusammentreffen beider Nervenwurzeln ausgeschlossen ist, fehlen die sympathischen Ganglien als selbständige Nervenknoten. In ihren jüngsten Entwicklungsstadien bilden sie kleine zellige Verdickungen des gemischten Ramus ventralis des Spinalnerven. Sie liegen diesem medial an und mit ihm anfänglich unmittelbar am Myotom. Sehr bald nehmen diese Zellhäufchen an Grösse zu und differenzieren sich in einen zentralen Abschnitt, der zum sympathischen Ganglion wird, und in einen peripheren Teil, der fasrig wird und die Anlage des Ramus anastomoticus bildet, durch welchen das Ganglion mit dem Ramus ventralis des Spinalnerven zusammenhängt.

Man muss sich angesichts dieser klaren Darstellung wundern, dass trotzdem die Lehre, nach welcher die sympathischen Ganglien direkt von den spinalen abstammen, die herrschende werden konnte.

Die Gründe hierfür liegen tiefer. Sie wurzeln in den allgemeinen Anschauungen, welche über den elementaren Aufbau des Nervensystems verbreitet waren und sind. Nur die Ganglien, nicht aber die Nerven, sollten ektodermale Zellen enthalten; nur sie konnten demnach als Quelle neuer Ganglienzellen in Frage kommen. Die Nervenfasern aber wären nur Zellfortsätze, Ausläufer der Ganglienzellen, die ihnen beigesellten Zellen eingewanderte mesodermale Bindegewebszellen. Wie sollten da am Nerven die Anlagen sympathischer Ganglien zur Entwicklung gelangen können?

So einleuchtend die Abkunft neuer (sympathischer) Ganglienzellen aus vorhandenen (spinalen) erscheinen musste, so schwierig war es, für die Entstehung der sympathischen Ganglien am Nerven eine zusagende Erklärung zu finden. Deshalb fand die Ónodische Formel, nach welcher die sympathischen Ganglien durch eine Zellvermehrung am ventralen Ende der Spinalganglien gebildet werden sollen, mehr Anklang als Balfours Darstellung, und man versuchte bald, sie auf alle Wirbeltierklassen auszu-

dehnen. Tatsächlich wird auch fast allgemein gelehrt, dass die sympathischen Ganglien bei allen Wirbeltieren als abgelöste, vorgeschobene Partien der Spinalganglien zur Entwicklung gelangen. Aber der Nachweis hierfür ist niemals erbracht worden. Es wäre sonst auch nicht recht verständlich, wie eine Reihe von Autoren bis in die allerjüngste Zeit an der ektodermalen Herkunft des Sympathicus überhaupt zweifeln und ihn von mesodermalen Elementen ableiten könnte (Fusari, Paterson, Roud).

Zuerst versuchten es Schenk und Birdsall, den Angaben Balfours von der ektodermalen Abkunft des Sympathicus (der Selachier) auch für die Vögel und Säugetiere Geltung zu verschaffen. Sie kamen zu dem Schlusse, dass die Ganglien des Sympathicus als vorgeschobene Massen aus dem Zentralnervensystem zu betrachten seien, welche zwar nicht direkt aus dem zentralen Nervensystem stammen, aber doch aus den Ganglien der Stammesnerven, die aus vorgeschobenen Stücken des Zentralnervensystems gebildet seien. Schenk und Birdsall sind also die ersten, welche auch den Sympathicus der höheren Wirbeltiere vom cerebrospinalen Nervensystem ableiten, allerdings mit der oben erwähnten Abänderung, dass sie die neuen sympathischen Ganglienzellen aus den vorhandenen spinalen Ganglienknoten hervorgehen lassen. Es hat den Anschein, „als würden die Ganglienzellen sich nicht auf den ihnen zugewiesenen Raum beschränken, sondern . . . wo es die Raumverhältnisse gestatten, aus dem Intervertebralraum hinausgelangen, um anderweitige Standorte für sich einzunehmen“.

In welcher Weise aber die Ganglienzellen aus den Spinalganglien gegen die Aorta vorgeschoben werden sollen, darüber fehlt jede genauere Angabe. Überhaupt sind die Schlussfolgerungen, welche Schenk und Birdsall aufstellen, mehr auf ihren guten Glauben als auf ihre Untersuchungsergebnisse zurückzuführen. Denn die von ihnen untersuchten Entwicklungsstadien (Hühnerembryonen vom fünften Tage, Kaninchenembryonen von 15 Tagen, menschliche Embryonen von 22 mm Länge usw.) waren viel zu alt, um über die erste Anlage des Sympathicus Aufschluss zu bringen. Was sie tatsächlich feststellen konnten, das ist der frühzeitige Zusammenhang von sympathischem und cerebrospinalem Nervensystem. Dass aber ersteres aus letzterem hervorgehe, dafür haben sie keinen Beweis erbracht, noch weniger

dafür, dass es die Ganglienzellen der Spinalknoten seien, welche die Anlage der sympathischen Ganglien bilden sollen.

Weit bestimmter lauten die Angaben Ónodis. So leicht er die Entwicklung des Sympathicus bei den Selachiern verfolgen konnte, so schwer war dies bei den anderen Wirbeltieren. Nirgends fanden sich in gleicher Weise wie bei den Selachiern segmentale Zellanhäufungen am ventralen Ende der Spinalganglien. Auch er hält es für wahrscheinlich, dass die sympathischen Ganglien aller Wirbeltiere Abkömmlinge der spinalen seien, aber den sicheren Nachweis zu erbringen gelang auch ihm nicht. „Der bei Fischen beobachtete und beschriebene segmentartige Zellvermehrungsprozess am ventralen Ende des Ganglion intervertebrale kam nicht gut zur Geltung und Beobachtung . . . . Serienquerschnitte von Hühnerembryonen vom Ende des dritten und Anfang des vierten Tages zeigen zwar an mehreren Stellen solche Bilder, welche auf eine aus dem ventralen Teile des Ganglion intervertebrale hervorgegangene Zellenproliferation mit aller Positivität folgern lassen, aber die einzelnen Entstehungsphasen der sympathischen Ganglien, so wie wir sie Schritt auf Schritt bei den Fischen verfolgen konnten, suchten wir beim Huhne vergebens.“ Die untersuchten Säugetierembryonen waren zu alt, um über die ersten Entwicklungsvorgänge Aufschluss zu bringen. So viel aber liess sich mit Bestimmtheit sagen: Der klare Modus der Entwicklung, der sich bei den Selachiern fand, war bei den höheren Wirbeltieren nicht wieder aufzufinden. Von örtlich begrenzten Anlagen der sympathischen Ganglien konnte nicht die Rede sein.

His jr. gab es endlich auf, jenen einfachen Entwicklungsvorgang, der bei den Selachiern zur Beobachtung gelangt, bei den übrigen Wirbeltieren wieder auffinden zu wollen. Er führt einen neuen Faktor in die Entwicklung des Sympathicus ein — die aktive Wanderung der Bildungszellen. Der Grundsatz, dass das sympathische Nervensystem dem cerebrospinalen seinen Ursprung zu danken habe, bleibt auch bei ihm in Kraft. Aber die sympathischen Ganglienanlagen kommen nicht durch eine örtliche Zellvermehrung an den spinalen Nerven oder Ganglien zustande, sondern in der Weise, dass aus den Spinalganglien zellige Elemente längs der Nerven aktiv auswandern. Von dem Vereinigungswinkel der motorischen und sensiblen Wurzel geht

„ein Schwarm von Zellen aus, der ohne scharf begrenzte Bahnen einzuhalten, beiderseits der Bauchseite zustrebt. Der Schwarm setzt sich zusammen aus einzelnen Zellgruppen, 2—4—10 einzelne Elemente enthaltend, welche untereinander in keiner Verbindung stehen. An einzelnen Stellen staut sich der Schwarm, und es bilden sich grössere Anhäufungen . . . Diese Zellmassen bilden die erste Anlage der sympathischen Ganglien . . .“

In dieser Weise soll sich der Sympathicus bei Menschen und Säugetieren, Vögeln, Amphibien und Knochenfischen entwickeln. Es ist klar, dass die aktive Wanderung der Ganglienzellen von His jr. an Schnittserien nicht beobachtet werden konnte. Sie wurde von ihm angenommen, weil er eine andere Entwicklungsweise nicht aufzufinden vermochte und an das Lokomotionsvermögen junger Ganglienzellen glaubte. Gegenwärtig würde man sich wohl nur schwer dazu entschliessen, der aktiven Wanderung der Elemente eine bestimmende Rolle bei der Bildung der Organanlagen zuzuerkennen, es wäre denn, dass jede andere Entstehungsart mit Sicherheit ausgeschlossen werden könnte. Das ist aber, wie wir sehen werden, in unserer Frage gewiss nicht der Fall, und wir brauchen nicht zu einer so unwahrscheinlichen Annahme zu greifen. Es wäre doch recht schwer zu verstehen — worauf auch His jr. selbst schon hinwies — warum die sympathischen Ganglienzellen gleich im Momente der Auswanderung sich schon so auffallend von den mütterlichen Spinalganglienzellen unterscheiden sollten. Während diese schon eine ansehnliche Grösse erreicht haben, sind die sympathischen Zellen — sobald sie die ventrale Grenze des Spinalganglions zu überschreiten scheinen — klein und unansehnlich. Wie sollte man sich diese plötzlich auftretende Verschiedenheit der auswandernden Zellen erklären?

Es scheint, dass die Annahme einer „aktiven Wanderung“ wenig Anhänger gefunden hat. Ich wüsste eigentlich nur Mazzarelli zu nennen, der sich nach Untersuchungen an Selachiern und Vögeln mit Bestimmtheit in gleichem Sinne aussprach. Hoffmann spricht zwar bei der Schilderung der Entwicklung des Sympathicus urodeler Amphibien auch von auswandernden Zellen. Es ist aber kaum anzunehmen, dass auch er an eine echte aktive Wanderung dachte. Offenbar wollte er nur sagen, dass

die Herkunft der sympathischen Ganglienzellen aus den spinalen wahrscheinlich sei.

Ein ganz klares Bild der Entwicklung des Sympathicus der Amphibien vermochte Hoffmann nicht zu gewinnen. Man findet bei Urodelen (Triton taeniatus von 9—10 mm Körperlänge) jederseits von der Aorta und medial vom Urnierengang vereinzelte Zellen an der Stelle, wo später der Grenzstrang erscheint, von denen einige durch zarte Ausläufer mit dem Ramus ventralis des Spinalnerven in unmittelbarer Verbindung stehen. Hoffmann glaubt, dass diese Zellen Nervenzellen sind, die aus den Rami ventrales ausgewandert sind und sich schon in jungen Entwicklungsstadien miteinander zum sympathischen Grenzstrang zu vereinigen streben.

Den gleichen Schwierigkeiten begegnete W. C. Jones bei der Untersuchung der anuren Amphibien (Kröte und Frosch). Er findet bei der Kröte den Grenzstrang zum Teil in Form vereinzelter, im Mesoderm verstreuter Zellen — so erscheint er im vorderen Körperabschnitt, zwischen Vagusganglion und zweitem Spinalnerven — zum Teil in Form einer längs der Aorta verlaufenden Zelleiste — im hinteren Körperabschnitte, zwischen dem zweiten und zehnten Spinalnerven. Woher diese Zellen stammen, konnte nicht ermittelt werden. Im vorderen Körperabschnitt scheinen sie mit Zellen des ersten und zweiten Spinalnerven in Verbindung zu stehen, was für ihre ektodermale Natur sprechen würde. Jedenfalls besteht von allem Anfang an eine Verbindung von Sympathicusanlage und Spinalnerven. Ob aber die Zellen aus den Spinalganglien ausgewandert sind, darüber liess sich keine bestimmte Auskunft geben.

Das ist das Ergebnis der neueren Untersuchungen über die Entwicklung des Sympathicus.

Immer noch schreiben einzelne Autoren dem Sympathicus eine Sonderstellung zu und lassen ihn, unabhängig vom cerebrospinalen Nervensystem, im Mesoderm entstehen.

Doch ist unzweifelhaft nachgewiesen, dass die sympathischen Grenzstrangganglien der Selachier vom cerebrospinalen Nervensystem abstammen. Nicht so klar ist die Natur ihrer Bildungszellen. Wenn die sympathischen Ganglien als zellige Verdickungen an den gemischten Spinalnerven entstehen, bleibt die Frage offen.

welcher Art die Zellen sind, durch deren Vermehrung die Ganglienanlagen gebildet werden.

Wahrscheinlich ist die cerebrospinale Abkunft des Sympathicus auch für die übrigen Wirbeltiere, aber nicht erwiesen. Örtlich begrenzte Anlagen wie bei den Selachiern sind jedenfalls nicht aufgefunden worden. Es ist daher unstatthaft, den bei den Selachiern beobachteten Entwicklungsmodus ohne weiteres als allgemein gültiges Paradigma aufzustellen.

Sehr verbreitet ist die Annahme, dass die Bildungszellen der sympathischen Ganglien aus den Spinalganglien kommen. Ob dies aber tatsächlich der Fall ist, und in welcher Weise sie an ihren Platz gelangen sollen — ob etwa durch Ablösung oder Auswanderung — ist ganz unklar.

2. Material und Methodik.

Seit längerer Zeit bin ich bemüht, mich durch eigene Untersuchungen über die Entwicklung des peripheren Nervensystems zu unterrichten. Dabei gewann ich eine, wie ich glaube, einfache und annehmbare Vorstellung über die Entstehung des sympathischen Nervensystems, die ich im nachfolgenden mitteilen will. Besonders liess ich es mir angelegen sein, die Entwicklung des Sympathicus der Säugetiere aufzuklären. Über die Selachier liegen bestimmte und verlässliche Angaben vor. Wenn es gelang, den Entwicklungsvorgang bei den Säugetieren so weit aufzuhellen, dass er mit den an den Selachiern gewonnenen Erfahrungen in Übereinstimmung gebracht werden konnte, dürfte die Frage als gelöst betrachtet werden.

Als Untersuchungsmaterial dienten mir Kaninchenembryonen, von denen jedes erforderliche Stadium leicht zu beschaffen ist. Als Fixierungsflüssigkeit verwendete ich auch diesmal ein wiederholt von mir empfohlenes und auch von Fachgenossen mit bestem Erfolge erprobtes Gemisch, bestehend aus:

25 ccm einer 5%igen wässrigen Sublimatlösung
75 „ „ 3½% „ „ Kaliumbrichromatlösung
5 „ Eisessig.

In dieser Flüssigkeit verweilen kleinere Embryonen 24 Stunden, werden dann durch weitere 24 Stunden in fliessendem Wasser ausgewaschen und hierauf in Alkohol von stetig steigender Konzentration gebracht. Wenn man bei 95%igem Alkohol ange-

langt ist, werden einige Tropfen Jodtinktur zugesetzt und nach hinreichender Jodierung wird in 95⁰/₀ igem Alkohol konserviert. Durchgefärbt wurde mit Alauncochenille oder verdünntem Hämatoxylin; in letzterem Falle gewöhnlich mit Pikrofuchsin auf dem Objektträger nachgefärbt, sonst auch mit Eosin, Lyoner Blau, Kongorot usw.

Sehr zu empfehlen ist auch die Ausführung der Weigertschen Eisenhämatoxylin-Pikrofuchsin-Färbung auf dem Objektträger. Von anderen versuchten Methoden erwähne ich nur die Silbermethode nach Ramón y Cajals Vorschrift. Eingebettet wurde in Paraffin; die Schnittdicke betrug 5—7,5—10 μ.

3. Eigene Beobachtungen.

Vergeblich sucht man bei Säugetierembryonen nach gut charakterisierten Anlagen der sympathischen Ganglien, wie sie bei den Selachiern so leicht aufzufinden sind. Beginnt man etwa zur ersten Orientierung mit Kaninchenembryonen von 14 Tagen, so findet man an der typischen Stelle, dorsolateral von der Aorta, einen wohlausgebildeten, zellreichen Grenzstrang, der mit den Spinalnerven durch Rami communicantes in Verbindung steht. Wenn man aber die Entwicklung nun rückläufig — an Embryonen von 13, von 12 und 11 Tagen — verfolgt, niemals stösst man auf ähnlich begrenzte Zellkomplexe, wie sie bei den Selachiern regelmässig den Spinalnerven anliegen, die als Anlagen der sympathischen Ganglien gedeutet werden könnten.

Bei Kaninchenembryonen von 11 Tagen ist noch nichts vom sympathischen Nervensystem zu entdecken, nach dem 12. Tage ist es leicht und sicher zu erkennen. Aber in der Zwischenzeit sind niemals segmentale Zellwucherungen an den spinalen Nerven zur Beobachtung gelangt. Scheinbar unvermittelt treten bald nach dem 11. Tage zwischen dem Spinalnerven und der Aorta sympathische Zellhäufchen auf. Aus diesem plötzlichen Auftauchen mitten unter den mesodermalen Zellen wird es verständlich, dass manche Autoren immer noch an den mesodermalen Ursprung des Sympathicus glauben. Aber die unzweifelhafte ektodermale Abstammung des Sympathicus der Selachier sollte zur Vorsicht mahnen. Das Vorkommen segmentaler Anlagen allerdings ist bei grösster Genauigkeit der Untersuchung und sorgfältigster Auswahl der Stadien unbedingt auszuschliessen.

Gleichwohl lässt sich das gleiche Entwicklungsprinzip, dass das sympathische Nervensystem vom spinalen abstamme, auch für die Säugetiere direkt nachweisen. Nur ist es nicht so leicht festzustellen, wie bei den Selachiern.

Bei Kaninchenembryonen von 11 Tagen ist noch keine Spur des sympathischen Nervensystems wahrzunehmen. Die Spinalganglien sind schon vorhanden, ragen an Querschnitten keilförmig aus dem dorsalen Verschlussgewölbe des Medullarrohres hervor und schmiegen sich eng seinen Seitenwänden an. Die motorischen Nerven sind in der vordern Körperregion schon deutlich ausgebildet und verlaufen kurzen Weges direkt von der Medulla zum Myotom. Zwischen ihre Fäserchen sind auf der ganzen Strecke reichlich grosse, elliptische Kerne eingestreut, deren Längsachse in der Faserrichtung liegt, und die sich unmittelbar an die Medullarzellen anreihen. Die Spinalganglien entsenden noch keinen Nerven. Gemischte Nerven gibt es also noch nicht.

Bei **Kaninchenembryonen von elf Tagen und sechs Stunden** finde ich die ersten, unverkennbaren Ansätze der Sympathicusanlage. Zum erstenmale erscheinen jetzt auch gemischte Nerven. Mit dem motorischen Nerven, der reich an Kernen das Medullarrohr verlässt, verbindet sich ein vom Spinalganglion ausgehender sensibler Nerv. Auch dieser ist reich an Zellen, welche den Zellen des Spinalganglions vollkommen gleichen. Ja, der ganze sensible Nervenast bis zur Vereinigung mit dem motorischen Nerven macht den Eindruck, als ob das Ganglion an seinem ventralen Pole in mehr längliche spindelförmige Elemente aufgelockert wäre. Der gemischte Nerv zieht nun längs des Myotoms ventralwärts. Sein derzeitiges Ende liegt etwa im Niveau des frontalen Aortendurchmessers. Der Nerv ist aus parallel verlaufenden feinen Fäserchen zusammengesetzt und enthält ebenso wie die Wurzeln zahlreiche Kerne, die aber nicht so sehr den Nerven in seiner ganzen Dicke durchsetzen, sondern dem Nervenbündel mehr oberflächlich angelagert sind. Sie sind durch ihre Form, Grösse und ihre strenge Beziehung zum Nerven vor einer Verwechslung mit Mesodermzellen geschützt. Es sind dies dieselben Zellen, die man in den Nerven von ihrem ersten Auftreten an findet und die sich innerhalb der Nerven durch mitotische Teilung vermehren.

Sie gehören unzweifelhaft dem Nerven als eigenartige spezifische Zellen an, und es kommen zwei Quellen für ihre Herkunft in Betracht, die Medullarzellen und das Spinalganglion. Solange motorischer und sensibler Nerv getrennt verlaufen, glaube ich, dass auch wirklich die Zellen des ersteren dem Medullarrohr, die des letzteren dem Spinalganglion entstammen. Ob aber für die Zellen des gemischten Nerven die Mutterzellen im Spinalganglion oder im Medullarrohr oder — was ich für das wahrscheinlichste halte — in beiden zu suchen sind, entzieht sich der Beurteilung. Sie haben durchaus gleichartigen Charakter, wie auch die Zellen des motorischen und sensiblen Nerven, des Spinalganglions und des Medullarrohrs noch durch keinerlei besondere Merkmale voneinander unterschieden werden können. Ich will die spezifischen, den peripheren Nerven eigentümlichen Zellen, einem früher [1]) gemachten Vorschlage entsprechend, nach Kupffer (44) „Neurozyten" nennen.

Am deutlichsten lässt sich die Umwandlung embryonaler Spinalganglienzellen zu langgestreckten Neurozyten an der dorsalen Wurzel verfolgen. Aber auch innerhalb des Spinalganglions und an dem distalwärts abgehenden sensiblen Nervenast gehen die Neurozyten offensichtlich aus den Zellen der Ganglienanlage hervor. Die Neurozyten des motorischen Nervenastes dagegen stammen wohl direkt von den Medullarzellen ab. Dafür spricht insbesondere der Umstand, dass in den frühesten Anfängen die Medullarzellen über die Grenzen des Rückenmarks hinaus sich kontinuierlich in die embryonale vordere Wurzel hinein verfolgen lassen. Dass alle Neurozyten, auch die der vorderen Wurzel, aus den Spinalganglien abstammen sollen, wie Harrison und mit ihm v. Lenhossék (47) und Held, der nur die Selachier ausnimmt, glauben, ist mir nicht recht wahrscheinlich. Dagegen spricht der ursprünglich getrennte Verlauf des embryonalen motorischen und sensiblen Nerven, ein Zustand, der bei Amphioxus und Petromyzonten dauernd besteht, und ferner die Selbständigkeit gewisser motorischer Hirnnerven, die zu extramedullären Ganglien gar nicht in Beziehung treten.

Unterhalb der Vereinigungsstelle des motorischen und sensiblen Nervenastes, im gemischten Nerven selbst, sind die

---

[1]) I. internationaler Anatomenkongress Genf, 1905.

Neurozyten ganz gleichartig, und nichts weist auf eine Verschiedenheit der Herkunft hin. Das liegt, wie schon erwähnt, vielleicht daran, dass zu dieser Zeit alle die Zellen des Medullarrohrs, der Ganglienanlagen und der Nerven noch keine charakteristischen Besonderheiten zeigen. Die Zellen des Nerven — die Neurozyten — bilden von nun an eine eigene Zellkategorie, die sich ihren Nachwuchs selbst durch mitotische Vermehrung erzeugt und nicht etwa aus den ursprünglichen Quellen ergänzt wird. Längs der ganzen Nervenbahn sind Neurozyten in indirekter Teilung begriffen zu finden. Im Verlauf des Nerven sind die Zellen ziemlich gleichmässig in Reihen zwischen den Faserzügen und an der Oberfläche verteilt. An drei Punkten sind die Zellen dichter gehäuft — an der Austrittsstelle der vorderen Wurzel, am medullären Ende der hinteren Wurzel und am jeweiligen Ende des in die Peripherie vorwachsenden Nerven und seiner Äste. Hier findet sich immer — was auch Bardeen beobachtete — eine dichtere Ansammlung verzweigter Zellen, deren längste Fortsätze in der Richtung liegen, in welcher der Nerv weiter zu wachsen im Begriffe steht.

Eine solche Zellenanhäufung finden wir auch jetzt am ventralen Ende des gemischten Nerven eines Kaninchenembryo von 11 Tagen und 6 Stunden. Die Zellen sind Neurozyten, den übrigen Zellen im Verlaufe des Nerven ganz gleichzustellen. Während sie aber im übrigen Nerven dem Faserverlauf entsprechend gerichtet und mit länglichen Kernen ausgestattet sind, werden sie am sprossenden Ende grösser, protoplasmareicher mit mehr rundlichen Kernen, deutlich verzweigt. Ein Teil dieser Zellen folgt mit seinen Hauptfortsätzen der Richtung des Ramus ventralis; andere entsenden ihre Ausläufer senkrecht zum Verlauf des Hauptstammes medial- und lateralwärts und bezeichnen so den Weg der neu entstehenden Nervenäste. Für uns kommen gegenwärtig nur jene Zellen in Betracht, die sich medianwärts wenden.

Man sieht am distalen Ende des Nerven die Zellen einzeln oder zu zweien, dreien hinter- und nebeneinander aus der Längsrichtung abbiegen (s. Taf. XV, Fig. 1, 2, 3). Ihre ansehnlichen Kerne stellen sich schief bis senkrecht zur Faserrichtung des Nervenstammes und ragen über dessen seitliche mediale Begrenzung hervor. Ihre Fortsätze sind

deutlich medianwärts zu verfolgen und endigen mit feinen Spitzen. Die Mitosen in diesen quergestellten Zellen weisen auf eine weitere Neubildung von Zellen in der angebahnten Richtung hin. So stellt sich das periphere Nervensystem in diesem Stadium an den Stellen seiner besten Entwicklung — etwa im Niveau der Lungenanlage dar.

Fast gleichzeitig mit dem Auftreten der gemischten Nerven ist nun ein neuer Bestandteil des peripheren Nervensystems sichtbar geworden — es sind dies die ersten Zellen des Sympathicus. Dorsolateral von der Aorta sind sie mit einem Schlage deutlich hervorgetreten. Von ihrer Umgebung unterscheidet sie schon ihre dunklere Färbung, deren Eindruck dadurch noch verstärkt wird, dass sie gewöhnlich in kleinen Gruppen dicht beisammen liegen (s. Taf. XV, Fig. 4). Der Zelleib ist mit breit angesetzten spitz auslaufenden Fortsätzen ausgestattet, wodurch sie sich gleichfalls von den umliegenden Mesodermzellen unterscheiden, deren Fortsätze als gleichmässig dünne Fäserchen vom Zellkörper abgehen. Einzeln trifft man sie selten oder erkennt sie nicht mit genügender Sicherheit. In der Regel liegen sie nahe beisammen. Protoplasmatische Fortsätze verbinden ihrer zwei, drei, vier untereinander. Häufig sind sie auch zu einer synzytialen mehrkernigen Protoplasmamasse vereinigt, die entweder breit bandartig oder kugelförmig gestaltet ist. Ein solches Zellsynzytium ist gleich der einzelnen Zelle an der Peripherie mit zugespitzten Ausläufern versehen. Bei reichlicherer Ausbildung stehen die einzelnen Zellkonglomerate durch ihre Fortsätze mit ähnlichen nachbarlichen Zellhäufchen in protoplasmatischer Verbindung.

In dieser Weise ist das erste Auftreten des Sympathicus schon wiederholt beschrieben worden. Es sind dies eben die eigentümlichen Zellanhäufungen, die man unvermittelt im Mesoderm auftauchen sah. Aber über ihre Herkunft konnte man keine verlässliche Auskunft geben. Diese Lücke glaube ich ausfüllen zu können.

Die geschilderten charakteristischen Zellen, die man nach ihrem späteren Schicksale als die ersten Anfänge des sympathischen Nervensystems bezeichnen muss, liegen nicht ausschliesslich an der typischen Lagestätte des künftigen Grenzstranges, dorsolateral von der Aorta. Das ist nur der äusserste Standort,

den sie erreichen. Sie liegen auch weiter medial, im Zwischengewebe zwischen Aorta und Spinalnerv und reichen lateral *bis an den Nerv* selbst heran (s. Taf. XV, Fig. 4). In einzelnen günstigen Fällen gelingt es, *direkte protoplasmatische Verbindungen zwischen der Zellanhäufung am distalen Ende des Nervenstammes und den benachbarten sympathischen Zellen* aufzufinden. Mit anderen Worten: die ersten sympathischen Zellen unterscheiden sich von den verzweigten Zellen am ventralen wachsenden Ende des gemischten Nerven nur durch ihre Lage. *Jene Zellen, die am distalen Ende des Nerven sich medianwärts wandten, die durch mitotische Teilung zur Neubildung gleichartiger Zellen Anlass gaben, sie sind die Quelle der sympathischen Zellen.* Diese stehen oft ganz deutlich in unmittelbarer Kontinuität mit ihnen, hängen durch protoplasmatische Fortsätze direkt mit ihnen zusammen, sind die medialwärts wachsenden Abkömmlinge der Neurozyten, wie andere lateralwärts und andere ventralwärts wachsen. So wird es verständlich, dass wir auf dem ganzen Wege von der künftigen Fundstätte des Grenzstranges bis zum Nerven hin verstreut den gleichen Zellen und Zellgruppen begegnen, bis wir endlich unmittelbar am Nerven selbst auf die ganz gleichartigen, schon aus der Beschreibung des Nerven bekannten Neurozyten stossen. Von hier ab ist eine mitunter fast kontinuierliche Reihe der kleinen Zellhäufchen bis an die Aorta zu verfolgen (s. Taf. XVI, Fig. 6 und 7). Der Zusammenhang der einzelnen Zellgruppen ist oft ganz deutlich nachzuweisen. Dass die dünnen protoplasmatischen Verbindungsbrücken an Schnitten oft auch nicht sichtbar sind, ist selbstverständlich. Dann scheinen eben die sympathischen Zellansammlungen als sporadische Zellaggregate mitten im Mesoderm zu liegen, als besondere, von der Umgebung leicht zu unterscheidende Gebilde, welche weder untereinander noch mit den Nerven in Zusammenhang stehen. Dadurch wurde man zu der Meinung verleitet, dass sie aus dem Mesoderm selbst hervorgehen. Wenn man aber die gleichen Elemente *im Spinalnerven* findet und hier schon zu einer Zeit, da vom Sympathicus noch keine Spur vorhanden ist, wenn man sieht, wie ebensolche Elemente sich aus dem Nerven *medialwärts wenden* und sich teilen, wenn man die gleichen Elemente *unmittelbar*

am Nerven und in allen Distanzen vom Nerven bis zur Aorta findet, dann ist nach meiner Meinung die einzig zulässige Deutung die, dass alle die Zellhäufchen den Zellen des Nerven ihren Ursprung verdanken, dass die Neurozyten als Quelle des Sympathicus anzusehen sind.

An eine andere Möglichkeit würde man kaum denken, wenn nicht die Anlage des Sympathicus auf eine Auswanderung spinaler Ganglienzellen zurückgeführt worden wäre. Nichts spricht für eine Wanderung. Im motorischen wie im sensiblen Nervenaste sind von allem Anfang an spezifische Zellen vorhanden, die sich mitotisch teilen und dann auch in regelmässiger Verteilung zwischen den Fasern des gemischten Nerven liegen. Diese Neurozyten — ursprünglich ganz gleichartig allen anderen embryonalen Nervenzellen der Medulla und der Spinalganglien — nehmen ebenso wie diese bald charakteristische Besonderheiten an. Sie folgen der Richtung der Fasern, werden langgestreckt, ihre Kerne schmal elliptisch. Im ganzen Verlaufe des Nerven gibt es keine anderen zelligen Elemente als die Neurozyten, nichts insbesondere, was als „wandernde Spinalganglienzelle" gedeutet werden könnte.

Ist die Annahme einer aktiven Auswanderung der spinalen Ganglienzellen schon an und für sich ganz willkürlich und gezwungen, so sprechen auch alle tatsächlichen Beobachtungen gegen sie. Noch auffallender wird dies in späteren Stadien. Auch bei Kaninchenembryonen von 12, 13 und 14 Tagen stösst man auf Bilder, welche klar für einen noch immer andauernden Nachschub sympathischer Zellen vom Nerven her sprechen (s. Taf. XVI, Fig. 6, 7.) Jetzt sind aber Spinalganglienzellen und Neurozyten infolge fortschreitender Differenzierung schon recht verschieden geworden. Aber immer sind es dieselben kleinen unscheinbaren sympathischen Zellhäufchen, die gelegentlich bis an den Nerven heran verfolgt und hier nur als dichtgedrängte Neurozyten gedeutet werden können — aber weder im Nerven selbst noch neben ihm sind irgendwelche wandernde Spinalganglienzellen aufzufinden. Lehrt uns die direkte Beobachtung, dass es die Neurozyten sind, welche medianwärts wachsend, jene Zellgruppen erzeugen, die wir als die Anlage des Sympathicus anerkennen müssen, so entfällt jede Veranlassung, andere unwahrscheinliche Möglichkeiten — wie selbständige Entstehung im Mesoderm oder Auswanderung aus

den Spinalganglien — noch weiter zu erwägen. Die zwingende Überzeugungskraft der unmittelbaren Beobachtung der Tatsachen muss es rechtfertigen, dass die hier vorgebrachte Darstellung der Anlage des Sympathicus der bisherigen Überlieferung so wenig entspricht. Nicht präformierte Ganglienzellen, sondern die Zellen des Nerven — die Neurozyten — sind die Quelle des Sympathicus; sie liefern die sympathischen Urzellen, aus denen das gesamte sympathische Nervensystem — mit seinen Ganglienzellen, Randzellen, Nervenfasern und Nervenfaserzellen samt den chromaffinen Zellen — hervorgehen wird.

Ich werde auf die allgemeinere Bedeutung dieses Bildungsvorganges am Schlusse meiner Ausführungen nochmals zurückkommen. Jetzt wäre, da wir uns so entschieden gegen die Wanderung ausgesprochen haben, nur noch die Frage zu beantworten: Wie gelangen die Neurozyten oder ihre Abkömmlinge aus dem Nerven an den künftigen Standort des Sympathicus? Sehr einfach. Die Beantwortung war nur so lange schwierig, als man daran festhielt, dass die Bildungszellen des Sympathicus direkt aus den Spinalganglien herkommen müssten. Da wir aber gesehen haben, dass sie kurzen Weges aus den Neurozyten entstehen, beantwortet sich die Frage von selbst. Es wächst — so kann man sagen — ein Ast vom Nerven medianwärts aus, der sich allerdings in der Folgezeit in anderer Weise differenziert als die anderen Nervenäste. Er wächst durch Vermehrung und Wachstum seiner Zellelemente. Die medianwärts aus der Bahn des Nerven ablenkenden Neurozyten liefern den Grundstock; sie teilen sich, die Tochterzellen wachsen wiederum heran, bleiben in protoplasmatischer Verbindung, erzeugen neue Zellen, wachsen wieder und rücken so fortschreitend an den Ort ihrer Bestimmung. Warum gerade diese Neurozyten noch so mannigfache Differenzierungsprodukte hervorbringen können, das wissen wir ebensowenig, als wir angeben können, warum aus diesem Epidermiszapfen ein Haar und aus jenem eine Drüse sich entwickeln wird. Vielleicht ist aber diese Entwicklungspotenz nicht einmal so ausschliesslich auf die Bildungszellen des Sympathicus beschränkt. Wenn wir uns auch die embryonalen Neurozyten an anderen Stellen mit der gleichen Fähigkeit — Ganglienzellen und Nervenfaserzellen zu erzeugen — ausgestattet denken, wird uns das Vorkommen aller Arten peripherer Ganglienzellen leichter verständlich erscheinen.

Hat man sich einmal mit Sicherheit über die Entstehungsart des sympathischen Nervensystems orientiert, dann wird man Andeutungen desselben Vorganges auch schon bei etwas jüngeren Stadien finden, sobald eben gemischte Nerven vorhanden sind. Bei Kaninchenembryonen von elf Tagen und drei Stunden konnte ich sympathische Zellhäufchen noch nicht mit Sicherheit auffinden. Aber ganz deutlich sieht man an bestimmten Stellen Neurozyten aus der Bahn des gemischten Nerven, senkrecht zur bisherigen Verlaufsrichtung medianwärts abzweigen — die erste Andeutung der Anlage des sympathischen Nervensystems.

Die Weiterentwicklung des Sympathicus macht dann sehr rasche Fortschritte. **Bei Kaninchenembryonen von 11 Tagen 15 Stunden** bereitet seine Auffindung keine Schwierigkeiten mehr. Konnten früher nur einzelne Zellhäufchen im Niveau der Lungenanlage mit Sicherheit als sympathische bezeichnet werden, so erscheint er jetzt in grösserer Ausdehnung und charakteristischer Gestaltung. Immer noch ist an vielen Stellen der protoplasmatische Zusammenhang mit den Neurozyten am distalen Ende des Spinalnerven deutlich nachweisbar; immer noch findet man die typischen Zellgruppen auf der ganzen Wegstrecke vom Nerven bis an die Aortenwand. Aber hier, in der Umgebung der Aorta, dorsolateral, lateral und auch schon auf die ventrale Umgrenzung übergreifend, haben die Zellansammlungen sehr an Ausdehnung gewonnen. Die einzelnen Zellhäufchen sind zellreicher geworden; die Synzytien lösen sich mehr und mehr auf, bilden dann Zellkolonien, deren Elemente durch Protoplasmabrücken untereinander verbunden bleiben, und die protoplasmatischen Ausläufer, welche die einzelnen Zellansammlungen untereinander verbinden, sind dem Gesamtwachstum des Embryo entsprechend, länger und zarter geworden. Es kommt ein Netzwerk zustande, in dessen Knotenpunkten die drusenartigen Zellgruppen liegen, aus denen die spitz auslaufenden Zellfortsätze hervorragen und deren Verbindung untereinander und mit den Neurozyten des Nerven durch feine protoplasmatische Fäden hergestellt wird. Soweit gemischte Nerven zur Ausbildung gelangt sind, soweit reichen auch die sympathischen Zellhäufchen längs der Aorta in ununterbrochener Folge. In ihrer Grösse entsprechen die einzelnen Zellen den Neurozyten, von einer Differenzierung in Ganglienzellen und Nervenfasern ist noch keine Andeutung

vorhanden. Der Unterschied von den Spinalganglienzellen wird in dem Maße auffallender, als diese merklich an Grösse zunehmen.

Von der Stelle, wo vor kurzem sich die ersten Neurozyten medianwärts wandten, um die ersten Keimzellen des Sympathicus beizustellen, hat sich dieser bald diffus ausgebreitet. Die rasche Ausdehnung kommt dadurch zustande, dass mit der zunehmenden Ausbildung gemischter Nerven ebensoviele neue Ursprungszentren sympathischer Elemente entstehen, dass diese sich durch mitotische Teilung vermehren und dass dann die so gebildeten dichten Zellhaufen durch Auflockerung des Verbandes immer mehr Raum beanspruchen. So umgreift ein fortlaufendes Netzwerk von Zellen die Aorta in ihrem Verlaufe. Von Stelle zu Stelle sind die Ansammlungen zahlreicher und grösser, vielleicht der Art der Ansiedlung entsprechend, aber ganz vermissen wird man sie auf keinem Querschnitte, soweit der Sympathicus überhaupt reicht. Die Bestandteile des sympathischen Nervensystems in diesem Entwicklungsstadium sind ausschliesslich Zellen, Zellen, die mit Fortsätzen ausgestattet, in grösseren oder kleineren, dichteren oder lockeren Gruppen beisammen liegen, welche durch protoplasmatische Fäden untereinander und mit den Neurozyten des Spinalnerven zusammenhängen. Nervenfäserchen sind noch nicht vorhanden, weder innerhalb des Sympathicus noch in der Verbindungsbrücke zwischen ihm und dem Spinalnerven. Wenn man die feinen Verbindungsfäden zwischen den Zellhaufen und zwischen diesen und dem Spinalnerven schon Nerven nennen will, dann muss man eben sagen: Die sympathischen Nerven sowohl, als auch der Ramus communicans sind derzeit rein protoplasmatische mit Kernen besetzte Fäden oder langgestreckte Synzytien.

Bei **Kaninchenembryonen von zwölf Tagen** ist die Entwicklung des Sympathicus schon sehr beträchtlich fortgeschritten. Jetzt sind die sympathischen Zellhaufen dorsal und lateral von der Aorta für jedermann leicht erkennbar. Auf Querschnitten sehen sie noch immer nicht sehr ansehnlich aus. Aber an Frontalschnitten, welche durch die dorsale Wand der Aorta gehen, übersieht man die stattliche Menge sympathischen Gewebes am besten. Beiderseits von der Aorta erstreckt sich ein zusammenhängendes dichtes Netzwerk, das nun schon auf den ersten Blick als eine besondere Bildung auffällt. Dichtgedrängte Zellen, zu Gruppen vereinigt, die durch Zellfortsätze quer und längs in

Verbindung stehen, stellen ein zu beiden Seiten der Körperachse hinziehendes sehr charakteristisches Geflecht her, das mit den einzelnen Spinalnerven zusammenhängt. Die Verbindungsäste sind etwas stärker, deutlicher geworden, besonders am Abgange vom Spinalnerven. Hier ist sogar schon ein Übergang von Nervenfäserchen aus dem Spinalnerven in den Verbindungsast wahrzunehmen (s. Taf. XVI, Fig. 8 u. 9). Kegelförmig strahlt ein Bündelchen von Fibrillen verschieden weit in den Ramus communicans ein — so darf man ihn wohl schon nennen. Man darf dies auch so ausdrücken: Der Ramus communicans ist in seinem Anfangsteile, an der Abgangsstelle vom Spinalnerven, bereits fibrillär differenziert. In seinem übrigen Abschnitte ist er protoplasmatisch. Die ihn zusammensetzenden Zellen gleichen noch immer einerseits den Neurozyten des Spinalnerven, andererseits den Zellen des Sympathicus. Diese haben noch denselben unausgesprochenen, indifferenten Charakter; Nervenfäserchen sind innerhalb des sympathischen Gewebes noch nicht zur Ausbildung gelangt. Mitosen sind häufig in den Zellen des Sympathicus; auch die Neurozyten des Spinalnerven und seiner Wurzeln teilen sich reichlich.

Bei Embryonen von zwölf Tagen tritt uns also der Sympathicus schon als ein sehr charakteristisches, mehr selbständiges Gewebe entgegen, zu beiden Seiten der Aorta in ganz eigenartiger Anordnung ansehnlich entwickelt. Er hat sich sozusagen von seinem Ursprunge emanzipiert. Die Zellketten, die vom Spinalnerven abzweigend den Grund zur Entwicklung des Sympathicus legten, sind jetzt untergeordnete Verbindungsglieder geworden. Es ist bereits ein besonderes sympathisches Nervensystem angelegt, das mit dem cerebrospinalen nur durch Rami communicantes verbunden wird. Das ist der hervorstechendste Unterschied gegen früher. Nicht die innere Differenzierung hat Fortschritte gemacht; der Sympathicus an sich erweist noch durch kein Merkmal seine spezifisch nervöse Natur. Aber die mächtige Entfaltung, die er durch sein rasches eigenartiges Wachstum in Form zusammenhängender Zellgeflechte gewonnen hat, lässt ihn als eine neue, selbständige Formation erscheinen.

Bei Embryonen von elf Tagen sechs Stunden war die Abhängigkeit vom Bildungsmaterial der Spinalnerven

noch sehr ausgeprägt. Die vom Spinalnerven abzweigenden Zellstränge bilden da noch ein Zentrum, um welches sich die neu entstehenden Zellhäufchen gruppieren. Es ist förmlich die jedem einzelnen Spinalnerven entsprechende sympathische Zellausstrahlung noch zu erkennen, die sich nach oben und unten mit den nachbarlichen Zellansammlungen zu vereinigen strebt. Jetzt aber zieht ein relativ zartes, zellarmes Ästchen, in welchem man kaum mehr die Quelle der Sympathicusanlage vermuten würde, vom Spinalnerven gegen die Medianlinie hin. Nahe der Aorta teilt es sich wiederholt und strebt in eine ganze Anzahl zellreicher Stränge auseinander, die sich untereinander und mit den gleichen Ausstrahlungen der anderen Spinalnerven zu einem dichten gleichmässigen Netzwerk verbinden. Von einer segmentalen Gliederung ist nichts mehr wahrzunehmen; jede Erinnerung an den segmentalen Ursprung ist verwischt. Jetzt wäre es schon sehr schwierig, von der Entstehung des Sympathicus ein klares Bild zu gewinnen. Gerade in der Andeutung einer segmentalen Anordnung der Sympathicusanlage durfte man einen deutlichen Hinweis auf den Zusammenhang ihrer Entwicklung mit den Spinalnerven erblicken. Segmentale Gliederung, Ausdehnung der sympathischen Zellhäufchen bis an den Spinalnerven heran, Gleichartigkeit der abzweigenden Neurozyten mit den sympathischen Bildungszellen sind die Hauptmomente der Entwicklung, die angesichts der jetzigen mächtigen Entfaltung als Zeugnisse des spinalen Ursprungs festgehalten werden müssen. Gegenüber der relativ raschen Entwicklung der Zellgeflechte erscheinen die Verbindungszüge zum Spinalnerven nun unbedeutend, reduziert. Aber sie waren es, welche die sympathischen Bildungszellen aus dem Nerven an ihren Bestimmungsort leiteten.

Die Umbildung der Anlage zu einem einheitlichen eigenartigen Gewebskomplex ist vollendet; es handelt sich nun noch um die innere Differenzierung. Auch diese nimmt ihren Ausgang von der Stelle, von welcher der Sympathicus überhaupt ausgeht — vom Spinalnerven. Von hier dringen die ersten Nervenfäserchen in die Bahn des Ramus communicans ein. Dieser ist in seinem lateralen Abschnitte schon fibrillär gebaut, mit eingestreuten Zellen — Neurozyten. Sein medialer Anteil ist noch rein zellig, synzytial, ebenso wie das sympathische Geflecht. Keiner dieser Zellen ist bislang ihr mannigfaches Endschicksal

anzumerken, während die Zellen des Spinalganglions schon ausgesprochen die Merkmale von Ganglienzellen zeigen.

Der geschilderte Entwicklungsgrad ist nur im vorderen Körperabschnitt erreicht. Kaudalwärts nimmt er ab. Am kaudalen Pole der Urniere sind bei Embryonen von elf Tagen sechs Stunden sympathische Zellen noch nicht vorhanden und bei Embryonen von zwölf Tagen erst wenige Zellhäufchen zur Entwicklung gelangt. Es ist ähnlich wie beim peripheren Nervensystem überhaupt, auch beim sympathischen im allgemeinen ein Fortschreiten der Entwicklung von vorne nach hinten zu verzeichnen.

Bei **Embryonen von 13 Tagen** erscheint uns der Sympathicus schon in ganz anderem Bilde. Der netzartige Charakter des Grenzstranges tritt ganz zurück. Er stellt sich jetzt als ein gleichmässig dicker ununterbrochener Zellstrang dar, von rundlichen dichtgedrängten Zellen gebildet, zwischen denen schon deutlich Nervenfäserchen sichtbar sind. Das Auftreten der feinen Fäserchen im Grenzstrange ist eines der wesentlichsten neuen Merkmale. Die Zellen selbst aber sind noch alle ganz gleichartig. Sie haben nicht mehr die vielstrahlige Form, sondern sind klein und rundlich, oft zu kugeligen Ballen vereinigt. Ihre Zahl hat sehr zugenommen, aber ihr Charakter ist noch ganz unausgesprochen. Die Rami communicantes sind jetzt schon auf der ganzen Strecke fasrig, sind zu embryonalen fibrillären Nerven geworden, ihre Zellen zu Neurozyten.

Sehr vermehrt hat sich die Menge sympathischen Gewebes lateral und besonders ventral von der Aorta. Es gleicht in seinem Bau völlig dem Grenzstrange, mit dem es auch direkt zusammenhängt. Es braucht nicht bezweifelt zu werden, dass diese Ansammlungen aus der primären Sympathicusanlage hervorgegangen sind. Am reichlichsten sind sie in der Gegend der Nebennieren ausgebildet. Hier bilden sie ein dichtes Zellgeflecht zwischen den beiden Urnieren, das sich ventral vor die Aorta lagert. In diesen Zellmassen sind im Gegensatz zum Grenzstrang Nervenfäserchen noch kaum vorhanden. Sie bestehen aus dichtgedrängten Zellen, unter denen einzelne oder kleine Gruppen körniger Zellen auffallen, die ich für Vorläufer chromaffiner Zellen zu halten geneigt bin.

Wenn ich sagte, dass man die Zellkonglomerate, die sich lateral und ventral von der Aorta festgesetzt haben, vom ur-

sprünglichen Grenzstrang ableiten dürfe, so gründet sich dies darauf, dass man schon sehr früh von der Sympathicusanlage Zellzüge ventralwärts wachsen sieht. Dass aber alle peripheren Gangliengeflechte, die man sonst als „sympathische“ zu bezeichnen pflegt, vom Grenzstrange abstammen sollten, möchte ich sehr bezweifeln. Man findet z. B. bei Embryonen von 13 Tagen die Ganglienansammlungen dorsal vom Genitalstrang schon sehr ansehnlich entwickelt. Für diese ist eine sekundäre Abstammung aus dem Grenzstrange schon deshalb schwer anzunehmen, weil es derzeit in dieser Region noch gar nicht zur Bildung eines solchen gekommen ist. Dagegen sieht man deutlich Äste von Spinalnerven dahin ziehen und ihre Neurozyten sind von den Zellen der Ganglienhaufen für mich nicht zu unterscheiden. Was ich hier „Ganglienhaufen“ nenne, besteht ja auch nicht ausschliesslich aus künftigen Ganglienzellen, sondern aus den noch ziemlich indifferenten Vorstufen verschiedener Zellarten, von Ganglienzellen, Nervenfaserzellen, Randzellen der Ganglienzellen und chromaffinen Zellen. Ich vermute also, dass diese Ganglienhaufen ganz direkt, ohne Vermittlung des Grenzstranges, von Spinalnerven — d. h. von deren Neurozyten — abstammen und glaube, dass dieser Entwicklungsmodus für viele peripheren Ganglien Gültigkeit wird beanspruchen dürfen (vergl. Taf. XVI, Fig. 6 u. 7). Es erscheint mir wenigstens viel annehmbarer, dass spinale oder auch sympathische Nerven in früher Entwicklungsperiode auswachsend an verschiedenen Stellen aus ihren noch indifferenten Zellen Ganglien produzieren können, als dass diese nach der bisherigen Annahme immer aus schon präformierten Ganglien — etwa durch Auswanderung — abstammen sollten.

Wir sahen also, dass der sympathische Grenzstrang bei Embryonen von 13 Tagen einen sehr zellreichen Nervenstrang bildet. Das Bild ist aus den früheren Stadien leicht ableitbar. Der Ramus communicans teilte sich, seine Äste strebten auseinander und an den Endzweigchen hingen dichtgedrängt die sympathischen Zellen. Jetzt ist der Ramus communicans mit seiner ganzen Verzweigung fasrig geworden, und diese feinen Fäserchen liegen nun zwischen den Zellen, deren Zahl durch rasche Vermehrung bedeutend angewachsen ist. Die wichtige prinzipielle Frage, in welcher Weise die Nervenfasern sich

entwickeln, soll hier unerörtert bleiben. Ich habe mich wiederholt als Anhänger der Lehre von der lokalen Differenzierung und der multizellulären Natur der Nervenfaser bekannt.

Auch jetzt noch ist trotz der grösseren Dichtigkeit die Zusammensetzung des Grenzstranges aus lauter Zellhäufchen unverkennbar. Nach aussen gegen die Umgebung entbehrt er noch immer einer scharfen Umgrenzung. Das gilt vom Grenzstrang, soweit er die Brust- und Bauchaorta begleitet. Über dem Herzen ändert sich das Bild. Der Halssympathicus ist ganz scharf von einer besonderen Hülle umgrenzt. Auch ist dieser Abschnitt ungemein faserarm, fast nur aus sehr dicht aneinandergereihten Zellen zusammengesetzt. Worauf diese merkwürdige Besonderheit des Halssympathicus, an dem gegenwärtig nichts auf die Abstammung aus den Abzweigungen der Spinalnerven hindeutet, beruht, kann ich nicht angeben.

Von peripheren Ganglien, die nach und nach sichtbar werden, seien kleine Zellgruppen in der dorsalen Wand des Ösophagus genannt; Nerven, von Zellen durchsetzt, dringen an alle Abschnitte des Verdauungssystems heran.

Der Fortschritt, den wir bei **Embryonen von 14 Tagen** zu verzeichnen haben, ist durch reiche Ausbildung von Nervenfasern und die mächtige Entwicklung der lateral und ventral von der Aorta gelagerten sympathischen Geflechte gekennzeichnet. Vom kaudalen Ende der Urniere bis zum Halse sind die Zellen des Grenzstranges in ein reich ausgebildetes Nervenfasersystem gebettet. Der Grenzstrang verläuft ununterbrochen, seine Zellen sind der ganzen Länge nach gleichmässig dicht verteilt; eine Sonderung in Ganglien und Längscommissuren ist noch nicht vorhanden. Die Rami communicantes sind stärkere Nervenbündel geworden, die an die dorsolaterale Begrenzung der Aorta ziehen und sich dort besenförmig in eine grosse Zahl feiner Äste aufsplittern, welche aufs dichteste von Zellen besetzt sind (s. Taf. XVII, Fig. 10 u. 11). Die Gesamtheit dieser Nervenaufsplitterung mit den Zellhaufen bildet eben den Grenzstrang. In dieser Weise hat er sich, wie wir nun wissen, entwickelt, aber er ist nicht einfach eine Fortsetzung des Spinalnervensystems, sondern eine eigenartige Bildung geworden. Was ihm seine Eigenart verleiht, das ist die enorme lokale Zellver-

mehrung, durch welche einer neuen Generation von Nervenelementen das Bildungsmaterial geliefert wird.

Vom 14. Tage an schreitet die Ausbildung der Nervenfasern innerhalb des Grenzstranges rasch fort. Sie machte, wie wir sahen, vom Spinalnerven her den Anfang und erreichte auf dem Wege des Ramus communicans den Grenzstrang. Von diesem setzt sie sich auf die lateral und ventral an der Aorta gelegenen Zellhaufen fort. Während die Zellgruppen früher durch kurze protoplasmatische Fortsätze in netzartiger Verbindung standen, werden sie nun durch längere, gleichmässig breite Protoplasmafäden verbunden, die in kurzen Abständen regelmässig von Kernen besetzt sind. Die Entwicklung der Nervenfasern geht weiter. Offenbar geschieht dies, wie auch Taft angibt, unter dem Bilde von schmalen mit Kernen versehenen Bandfasern, die allmählich fibrillären Charakter annehmen, von den älteren zu den jüngeren Stationen fortschreitend. So war ursprünglich auch der Ramus communicans nur eine Zellkette mit endständigen Zellhaufen an der Aorta. Diese Zellhaufen sind durch Vermehrung und Ausbildung von Nervenfasern aufgelöst worden, aber lateral und ventral von der Aorta liegen die Zellen noch in dicken Zügen und Ballen eng beisammen, in denen die Gruppen chromaffiner Zellen durch ihr trübkörniges Aussehen kenntlich sind. Die Zellen sind in Massen rundlich, wo sie einzeln liegen, spindelförmig, in keiner Weise noch als Ganglienzellen charakterisiert.

In seinem distalen Abschnitt ist der Grenzstrang auch jetzt noch nicht scharf begrenzt; in der vorderen Körperhälfte aber sehr deutlich gegen die Umgebung abgeschlossen.

Den geschilderten Bau — eines Nervenstranges mit zahlreichen eingelagerten Zellen — hat der Grenzstrang nur in seinem mittleren Hauptteile, nicht im Halsteil und nicht im Endabschnitt. Der abweichende Bau des Endteiles, von der Urniere abwärts, ist leicht verständlich. Es ist noch der primitive Charakter der ursprünglichen Anlage erhalten. Wir finden hier noch Zellketten, die vom Spinalnerven abzweigen und am medialen Ende dicht mit Zellhäufchen behängt sind, welche untereinander zu einem netzartigen Geflecht verbunden werden. Ganz eigenartig ist aber der Bau des Halssympathicus. Er ist von einer besonderen Hülle umschlossen, ist bis auf zarte Verbindungsfäden mit den

Spinalnerven fast rein zellig und zieht als ein kompakter, aus ganz dichtgefügten, indifferenten Zellen aufgebauter Strang bis in die Höhe des Pharynx.

Es sind demnach drei Abschnitte des Grenzstranges unterscheidbar. Der Hauptstrang ist ein gleichmässiger Nervenfaserstrang mit zahlreichen Zellen, ohne jede Andeutung einer segmentalen Gliederung, der sich kopfwärts in einen kompakten, scharf umgrenzten Zellstrang fortsetzt und schwanzwärts mit einem engverzweigten Netzwerk dichter Zellhäufchen endigt. In allen Abschnitten ist rege Zellvermehrung im Gange.

Die erwähnte Verschiedenheit des Halssympathicus ist bei **Embryonen von 15 Tagen** noch auffallender geworden. Der vorderste Abschnitt, der einen fast rein zelligen, kompakten scharf umgrenzten Strang bildet, ist unterhalb des Kehlkopfes mit dem übrigen faserreichen Abschnitt des Sympathicus nur durch ein bis zum Verschwinden dünnes Nervenstämmchen verbunden. Der Hauptteil des Sympathicus ist noch immer nicht durch eine besondere Hülle umschlossen; seine besondere Konfiguration hebt ihn aber deutlich aus der Umgebung heraus. Im Endabschnitte herrscht auch jetzt noch der netzartige Charakter vor (Taf. XVII, Fig. 12 und 13). Hier kann man noch immer den Werdegang des Sympathicus vom Anfang an studieren. In den mittleren Partien geht die Ausbildung der Nervenfasern weiter. Es wiederholt sich stets der gleiche Vorgang. Zuerst verbinden Zellfortsätze die einzelnen Gruppen. Dann wachsen die Verbindungsfäden in die Länge, werden zu langgestreckten, bandartigen Synzytien. Diese werden streifig, fibrillär; an Stelle der protoplasmatischen mit Kernen besetzten Nervenfäden sind Nervenfasern getreten. Die zwischen den Fäserchen liegenden Kerne stammen unzweifelhaft von den sympathischen Zellen, welche als die Bildner der Bandfasern und der daraus entstehenden Nervenfasern angesehen werden müssen. Von ausgesprochenen Ganglienzellen, deren Ausläufer die Fäserchen sein sollten, ist derzeit noch nichts zu sehen. Die Zellen sind noch durchwegs gleichartig und nehmen auch offenbar gleichen Anteil an der Bildung der Nervenfasern.

Es verdient gewiss hervorgehoben zu werden, dass die Differenzierung der Elemente im Sympathicus relativ spät einsetzt. Zu der gleichen Zeit hat sich in den Spinalganglien die Sonderung

von Ganglienzellen und Neurozyten schon vollzogen. In der hinteren Wurzel sind aus den embryonalen Zellen der Ganglienanlage bereits langgestreckte Neurozyten geworden, und im Spinalganglion selbst ist ein grosser Teil der Zellen schon zu veritablen Ganglienzellen herangereift.

Bei **Embryonen von 16 Tagen** ist eine neue Erscheinung zu verzeichnen. Der Grenzstrang zeigt eine gewisse Gliederung. Zellreiche Anschwellungen wechseln mit zellarmen Zwischengliedern ab. Die Grenzstrangganglien sind schon angedeutet. Nicht als ob wirklich schon ausgesprochene Ganglienzellen in diesen Anschwellungen vorhanden wären, sondern die früher gleichmässig verteilte Zellmasse ist jetzt in bestimmten Abständen gehäuft. Diese Ansammlungen lassen weder bezüglich ihrer Lage noch ihrer geringeren Zahl ein gesetzmässiges Verhältnis zu den Spinalganglien oder zu den Rami communicantes erkennen.

Der Grenzstrang ist seiner ganzen Ausdehnung nach scharf begrenzt, von rundem Querschnitte, von einer eigenen Hülle umschlossen, die natürlich von den zu- und abgehenden Nerven durchbrochen wird. Von Strecke zu Strecke ist der Strang voluminöser und dicht von Zellen erfüllt. Zwischen je zwei solchen Anschwellungen nimmt das Volumen ab, und der Strang ist fast ausschliesslich von longitudinalen Nervenfäserchen gebildet, die nur wenige Kerne enthalten. So gegliedert erscheint der Grenzstrang vom Halse bis zum Niveau der Nebennierenanlage. Von da ab fehlt zwar die Gliederung nicht ganz, ist aber nicht in so deutlicher Weise ausgeprägt. Vom kaudalen Pole der Urniere abwärts ist immer noch ein An- und Abschwellen des Grenzstranges zu beobachten, aber er bleibt dabei immer gleichmässig dicht von Zellen erfüllt. Der netzartige Bau hat jetzt auch am kaudalen Ende der Strangbildung weichen müssen. Die fortgeschrittene Entwicklung ist in erster Linie an der mächtigen Ausbildung der Nervenfasern zu merken, zwischen deren Zügen nur spärlich kleine Zellen blieben.

In den Anschwellungen beginnen nun zwei Arten von Zellen sich zu sondern, von denen die grösseren wohl zu Ganglienzellen bestimmt sein dürften, während aus den kleineren die künftigen Randzellen der Ganglienzellen hervorgehen werden. In den Geflechtganglien, deren grösste dorsal vom Rectum, zu beiden Seiten des Genitalstranges und ganz besonders ventral an der

Bauchaorta liegen, ist die Differenzierung der verschiedenen Zellarten noch deutlicher, in kleine Neurozyten, grössere Ganglienzellen mit bläschenförmigen Kernen und chromaffine Zellen. Letztere bilden langgestreckte Paraganglien, die an der Ventralfläche der Bauchaorta hinabziehen und zu den Nebennieren in Beziehung treten. Über ihr Schicksal habe ich in einer früheren Untersuchung ausführlich berichtet.

Jetzt ist also der Sympathicus mit Ganglienknoten und Verbindungssträngen, Neurozyten, Ganglienzellen und chromaffinen Zellen zur Ausbildung gelangt und damit die Entwicklung in den Hauptzügen vollendet.

Bei **Embryonen von 17 und 18 Tagen** hat sich nichts Wesentliches geändert. Im Grenzstrange wechseln nun der ganzen Länge nach zellreiche und zellarme Territorien ab. Die Zellen sind noch immer klein, und nur sehr wenige haben den typischen Charakter von Ganglienzellen. Dies ist um so bemerkenswerter, als die sympathischen Geflechte an der Bauchaorta eine grosse Zahl typischer Ganglienzellen aufweisen. Es ist doch recht auffallend, dass die Differenzierung in den Geflechten die des Grenzstranges so entschieden überholt. In diesem überwiegen weitaus die kleinen, dichtgedrängten, rundlichen Zellen, in jenen sind grosse, protoplasmareiche Zellen in der Überzahl. In den Spinalganglien sind unterdessen die eigentlichen Ganglienzellen durch ihre beträchtliche Grösse und ihren grossen bläschenförmigen Kern den kleinen aus derselben Anlage stammenden Neurozyten schon ganz unähnlich geworden.

Es dauert viel länger, ehe auch unter den Zellen des Grenzstranges eine grössere Zahl charakteristischer Ganglienzellen sichtbar wird. Weitaus die Mehrzahl der Zellen ist auch bei **Embryonen von 19 Tagen** noch auffallend klein und verrät nichts von der künftigen Bestimmung. Nur an wenigen ist überhaupt ein Zelleib deutlich wahrzunehmen und ganz vereinzelt sind diejenigen, welche man bestimmt als kleine Ganglienzellen ansprechen könnte. Die mitotische Zellvermehrung ist noch immer nicht abgeschlossen. In den grossen, vor der Aorta gelegenen Geflechtganglien sind die Zellen durchschnittlich viel grösser als im Grenzstrange und die Zahl der typischen Ganglienzellen schon eine bedeutende. Im ganzen Verlaufe wechseln im Grenzstrange zellreiche Anschwellungen und zellarme, verdünnte Längskom-

missuren ab. Die beiden Endabschnitte sind durch eine zellige dorsale Kommissur in Verbindung gebracht.

Der Charakter der Nerven ändert sich. Der gleichmässig feinfibrilläre Bau tritt zurück. Es werden breitere „Nervenfasern“ sichtbar, welche eine Mehrzahl von Fibrillen zu enthalten scheinen. Die Nervenfasern sind reichlich mit Kernen besetzt, die ihren Ursprung, wie die zahlreichen Mitosen lehren, der Teilung der von allem Anfang an vorhandenen Neurozyten verdanken. Nichts spricht dafür, dass die Kerne der Nervenfasern aus dem Bindegewebe kommen, welches jetzt schon die Nervenbündel einzuscheiden beginnt. Der Grenzstrang ist auch schon seiner ganzen Länge nach von Bindegewebsscheiden umhüllt.

Bei **Embryonen von 20 und 21 Tagen** sind die Zellen des Grenzstrangs im allgemeinen grösser, protoplasmareicher geworden. Viele haben schon das charakteristische Aussehen von allerdings noch immer kleinen Ganglienzellen. Mitosen sind auch jetzt noch reichlich, während man sie im Spinalganglion schon vergeblich sucht.

Die Aufgabe, die ich mir gestellt hatte, die Anlage des sympathischen Nervensystems zu untersuchen, scheint erfüllt. Es handelte sich mir nur um Aufklärung der ersten Anfänge. Die weitere Verfolgung sollte nur die Bestätigung erbringen, dass wirklich aus der angenommenen Anlage und nur aus dieser der Sympathicus hervorgeht. Dies scheint mir genügend erwiesen. Der Sympathicus ist nun vollständig zur Entwicklung gelangt. Was ferner noch geschieht, ist die Weiterdifferenzierung des Vorhandenen.

Bei **Kaninchenembryonen von 23 Tagen** ist eine grössere Anzahl von Zellen auch des Grenzstranges zu typischen Ganglienzellen herangewachsen. Auch durch das dem Sympathicus einiger Nager eigentümliche Merkmal der Zweikernigkeit sind viele von ihnen schon ausgezeichnet. Ebenso sind in den Geflechten ventral an der Bauchaorta viele zweikernige Ganglienzellen aufzufinden. Auch jetzt sind noch immer Mitosen im Sympathicus anzutreffen. Es scheint, als ob der Vermehrungsvorgang in diesem späten Sprössling des Nervensystems länger andauerte als im cerebrospinalen Gebiete.

Nun habe ich keine wesentliche Veränderung mehr bis zur Geburt zu verzeichnen. Im Grenzstrang des neugeborenen Kaninchens wird man neben den grösseren, typischen, oft zweikernigen Ganglienzellen immer noch eine Unmasse kleiner, rundlicher indifferenter Elemente erblicken, von denen sicherlich nur die Minderzahl noch zu echten Ganglienzellen heranreifen dürfte. Die Mehrzahl liefert die kleinen, eigentümlichen Zellen, die man im Sympathicus auch später noch in grosser Menge trifft, zum Teil in unregelmässiger Verteilung, zum Teil als Randzellen (sogen. „Hüll- oder Scheidenzellen") der Ganglienzellen. Diese stammen, wie auch schon E. Müller für die „Kapselzellen" der Spinalganglien feststellen konnte, ebensowenig wie die sogenannten Scheidenzellen — die Neurozyten — der Nerven aus dem Bindegewebe, sondern aus Zellen, die dem Nervensystem zugehören, die der gleichen Anlage wie die spezifisch nervösen Zellen entstammen.

B. Allgemeiner Teil.

1. Zusammmenfassende Darstellung.

Aus den angeführten Beobachtungen lässt sich ein anschauliches Bild von der Entstehung des Sympathicus gewinnen. Der Sympathicus ist eine relativ späte Bildung. Erst nachdem das Zentralnervensystem, die Spinalganglien und gemischte Nerven zur Ausbildung gelangt sind, werden die ersten Spuren des sympathischen Nervensystems sichtbar.

Das Material seiner Anlage liefern die Zellen des eben angelegten gemischten Nerven — die embryonalen Neurozyten. Vom distalen Ende des Spinalnerven biegen die ersten Neurozyten medianwärts ab. Durch rasche Vermehrung dieser Elemente wächst bald ein fast senkrecht vom Hauptstamme abzweigender zelliger Ast aus, der gegen die dorsolaterale Begrenzung der Aorta gerichtet ist. Es ist dies nicht ein Zellstrang von gleichmässiger Dicke, sondern während des ganzen Verlaufes strahlen Zellhäufchen von ihm aus, wodurch er ein knotiges Aussehen gewinnt. Nahe der Aorta teilt sich der Zellstrang in mehrere kurze Ästchen, deren jedes einen neuen Proliferationsherd bildet. An der Aortenwand siedeln sich die neugebildeten Zellen in grösseren Gruppen an, die durch protoplasmatische Zellausläufer verbunden werden. Von solchen Herden

breiten sich dann die sympathischen Zellhäufchen nach oben und unten aus, treten mit benachbarten, von anderen gemischten Nerven hergeleiteten Zellhäufchen in Verbindung, und so entsteht zu beiden Seiten der Körpermitte ein zusammenhängender, sympathischer Grenzstrang, der in seiner ersten Periode ein rein zelliges netzartiges Gefüge besitzt. Vom Grenzstrange wachsen an bestimmten Stellen Zellzüge ventralwärts aus, und so wird die Aorta abdom. bald von einem Kranze zusammenhängender Zellgruppen — mit Ausnahme der dorsalen Wand — vollständig umschlossen.

Der Ausgangspunkt für die Anlage des Sympathicus liegt — wie fast allgemein gelehrt wird — im cerebrospinalen Nervensystem. Es sind aber nicht abgelöste oder vorgeschobene oder ausgewanderte Partien der Spinalganglien, welche den Sympathicus bilden, sondern die Spinalnerven liefern die Bausteine für seine Anlage. Es sind dies keine anderen Elemente als die von allem Anfange in der Nervenbahn vorhandenen Zellen, die Neurozyten; also insbesondere keine Spinalganglienzellen, die vom ventralen Pole des Spinalganglions abgestossen werden, oder längs der Nerven aktiv ausschwärmen sollten. Es sind einfach die Zellen der Nerven, die diesen von ihrem Mutterboden her zugehören, von ihrem ersten Auftreten an in ihnen zu finden sind und besonders gehäuft an den wachsenden Enden des Nerven erscheinen. Ein solcher — medianwärts wachsender — Zellspross bildet die Anlage des Sympathicus. Er schlägt einen anderen Entwicklungsgang ein als die übrigen Nervenäste, die das Schicksal des Hauptstammes teilen. Zunächst unterscheidet er sich von diesen durch die bedeutendere Zellvermehrung, welche auf der ganzen Strecke vom Nerven bis zur Aorta zur Ablagerung kleinerer und grösserer Zellgruppen führt. Ferner bleiben seine fortsatzreichen Zellen lange in rein protoplasmatischer Verbindung, während an den übrigen Nervenästen die proximalen Abschnitte rasch in Nervenfäserchen umgewandelt werden und immer nur ein kurzes sprossendes Endstück synzytialen Bau erkennen lässt. Im Bereiche des Sympathicus dagegen ist die fibrilläre Differenzierung verzögert, die Zellneubildung aber eine ganz enorme, besonders an der definitiven Lagestätte des Grenzstranges, zu beiden Seiten der Aorta. Dieser wird als ein dichtes Geflecht verzweigter Zellgruppen angelegt, welche

durch vorwiegend zellige Rami communicantes mit den Spinalnerven in Verbindung stehen. Das ist die erste Form, in der uns der Grenzstrang entgegentritt, welche durch die Art seiner Entwicklung verständlich wird. Erst relativ spät erfolgt die faserige Differenzierung, welche die sympathischen Zellhaufen in der Reihenfolge ihrer Entwicklung ergreift und demgemäss vom Spinalnerven her auf die Rami communicantes und endlich auf den Grenzstrang sich fortsetzt. Dann erscheint dieser in seiner zweiten Entwicklungsform als ein durch fasrige Nerven mit den Spinalnerven verbundener gleichmässiger Nervenstrang, in welchem kleine unansehnliche Zellen in grosser Menge der ganzen Länge nach eingelagert sind. Hernach erst erfolgt eine gewisse Segmentierung des Grenzstranges. An Stelle der gleichmässigen Verteilung der Zellen tritt eine neue Gruppierung. Zellreiche Anschwellungen wechseln mit dünnen zellarmen Abschnitten ab. In der dritten Phase seiner Entwicklung erscheint der Grenzstrang in Ganglien und Kommissuren gegliedert. Nun erst beginnen seine Zellen sich in bestimmte Unterarten zu sondern. Ein Teil wird zu typischen Ganglienzellen, ein Teil zu Nervenfaserzellen (Neurozyten), andere verharren in einem scheinbar geringeren Differenzierungsgrade als Randzellen der Ganglienzellen, andere werden zu chromaffinen Zellen. Mit dieser vierten Etappe, in der die Sonderung der zelligen Elemente sich vollzieht, kann der Entwicklungsgang des Sympathicus als ziemlich vollendet angesehen werden.

Es hat also der vom Spinalnerven medianwärts abzweigende Neurozytenast ein besonderes Schicksal erfahren. Er hat eine ganz neue Generation nervöser Elemente, Ganglienzellen, Randzellen, Neurozyten, Nervenfasern und chromaffine Zellen hervorgebracht. Diese neue Generation, das sympathische Nervensystem, stammt in direkter Folge aus dem früher vorhandenen cerebrospinalen Nervensystem ab, geht also in seiner Ascendenz auch auf das Medullarepithel und das Ektoderm zurück. Soweit stimme ich mit den meisten anderen Autoren überein. Grundsätzlich verschieden ist aber die hier entwickelte Darstellung der genaueren Vorgänge, welche zur ersten Anlage des Sympathicus führen. Nicht unmittelbar vom Spinalganglion löst sich die Anlage des Sympathicus ab, sondern der ganze Ramus ventralis liegt zwischen ihnen; nicht vorgebildete Gang-

lienzellen liefern seinen Grundstock, sondern die Zellen des Spinalnerven selbst, die Neurozyten. Der Ramus communicans ist nicht eine sekundäre Verbindung zwischen einer selbständigen Sympathicusanlage und dem cerebrospinalen Nervensystem. Der primäre Ramus communicans ist vielmehr der durch stetige Zellneubildung geschaffene ursprüngliche Weg, auf welchem das Auswachsen der ersten Bildungszellen des Sympathicus vom Spinalnerven her erfolgte. Der definitive Ramus communicans ist eine viel kompliziertere Bildung, aber die Verbindung zwischen sympathischem und spinalem Nervensystem ist schon durch die Art der Entstehung des Sympathicus bedingt, primär und ursprünglich; der Ramus communicans ist früher da als der Grenzstrang. Wir sehen nicht, dass unvermittelt im Mesoderm auftauchende Sympathicushäufchen erst sekundär durch Nervenbündel mit den Spinalnerven verbunden werden; wir sehen ebensowenig, dass zuerst faserige Rami communicantes und Längscommissuren gebildet werden und in diese erst sekundär Zellen aus den Spinalganglien einwandern. Wir sehen vielmehr, dass durch stetig fortschreitendes Wachstum der embryonalen Neurozyten des gemischten Nerven zuerst ein zelliger Ramus communicans angelegt wird, aus dessen Enden die sympathischen Zellhäufchen hervorgehen. Erst dann tritt in dem ganzen zellig vorgebildeten System fibrilläre Differenzierung ein. Wachstum und Differenzierung folgen einander in gesetzmässiger Weise.

2. Vergleichung der Sympathicusentwicklung der Säuger mit der anderer Wirbeltiere.

Wenn auch die Schilderung, welche ich von der Entwicklung des Sympathicus entworfen habe, sich auf direkte Beobachtungen gründet, so müsste es ihrer Aufnahme doch sehr förderlich sein, wenn auch die vergleichende Untersuchung zu übereinstimmenden Ergebnissen führte.

Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei den Selachiern. Über die tatsächlichen Befunde herrscht auch bei allen Beobachtern volle Übereinstimmung, nur in der Darstellung treten die Meinungsverschiedenheiten scharf hervor. Es wird sich hoffentlich zeigen lassen, dass im Prinzip die Entwicklung des Sympathicus in gleicher Weise bei Selachiern und Säugetieren erfolgt. Um die Vergleichung zu erleichtern, habe ich zwei

Schemata eingeschaltet, welche das Entwicklungsprinzip bei Säugetieren und Selachiern anschaulich machen sollen.

Nach Balfour sollen bei den Selachiern die Anlagen der sympathischen Ganglien als metamere Anschwellungen an den Spinalnerven sichtbar werden, nach Ónodi als Zellansammlungen am distalen Pole der Spinalganglien, nach C. Rabl ist es ein strangförmiger Fortsatz des Spinalganglions, der zur spindelförmigen Anlage des Sympathicus anschwillt, nach Hoffmann werden die Anlagen der sympathischen Ganglien erst an den gemischten Nerven unterhalb der Vereinigungsstelle des motorischen und sensiblen Anteils sichtbar. Wie ist diese Verschiedenheit der Darstellungen, die sich alle auf die gleichen Befunde beziehen, zu erklären? Tatsächlich haben alle Beobachter dieselbe Bildung gesehen. Sie ist auch so leicht und sicher aufzufinden, dass darüber kein Zweifel bestehen kann. Es ist die Verschiedenheit der Auffassung in prinzipiellen Fragen der Nervenhistologie, die zu so abweichenden Deutungen geführt hat.

Betrachten wir zum besseren Verständnisse der Frage nebenstehende Kopie einer Figur aus C. Rabls „Theorie des Mesoderms", in welcher nach den Worten des Autors der genetische Zusammenhang des Grenzstranges des Sympathicus und der Spinalganglien ungemein deutlich hervortritt.

Die Abbildung zeigt, dass das Spinalganglion „nach unten in eine zipfelförmige Verlängerung ausläuft, von der ein dünner Zellstrang an der medialen Fläche der Hautmuskelplatte nach abwärts zieht, um schliesslich mit einer spindelförmigen Anschwellung zu endigen" — der Anlage eines sympathischen Ganglions.

Liegt diese Anlage nun am Spinalganglion oder am Spinalnerven? Die Beantwortung der Frage hängt davon ab, ob man den Zellstrang noch als Ganglion oder schon als Nerven anzusehen hat. Hier stossen prinzipielle Gegensätze aufeinander. Nach der „Ausläuferlehre" gehen die embryonalen Nerven als kernlose Faserbündel von ihren Mutterzellen ab. Man vergegenwärtige sich nur das auch in einzelne Lehrbücher aufgenommene Bild von der Entwicklung des peripheren Nervensystems eines Hühnchens, das wir v. Lenhossék (46) verdanken. Nur im Spinalganglion gibt es da Zellen. Die hintere Wurzel, der sensible

und motorische Nerv enthalten nur — nach der Golgimethode dargestellte — Fäserchen, sind absolut zell- und kernfrei. Sie sollten bekanntlich, so lehrten His, Kölliker, Vignal, ihre Kerne erst später aus dem umhüllenden Bindegewebe erhalten. Bei solchen Vorstellungen gibt es in C. Rabls Abbildung noch gar keine Nerven, da sich diese doch als kernlose Faserbündel darstellen müssten. Das abgebildete periphere Nervensystem ist derzeit noch von rein zelligem Bau, enthält also nur Ganglienzellen. Andere Zellen kennt die „Ausläufer-



Fig. 1.
Entwicklung des Sympathicus nach C. Rabl. (Theorie des Mesoderms II, Taf. IV, Fig. 9.) Embryo von Pristiurus melanostomus mit ungefähr 74 Urwirbeln, Höhe des Pankreas. sg = Spinalganglion, syg = Anlage eines sympathischen Ganglions.

lehre" in so frühen Entwicklungsstadien der Nerven — vor der Einwanderung der bindegewebigen Scheidenzellen — nicht. Auch der vom Ganglion abgehende Zellstrang ist dann natürlich nur ein Teil des Spinalganglions, und folgerichtig muss man dann sagen, dass die Anlagen der sympathischen Ganglien am distalen Ende der Spinalganglien zur Entwicklung gelangen.

Wir wissen aber jetzt — und ich halte dies für eine sehr wichtige Errungenschaft — dass die embryonalen Nerven von allem Anfange an Zellen nervösen Ursprunges

enthalten. Selbst die entschiedensten Gegner, wie Koelliker (41), haben diese Tatsache endlich anerkennen müssen. Das oben erwähnte Lenhossékscher Paradigma erweckt eine ganz falsche Vorstellung vom Bau der embryonalen peripheren Nerven. Sie sind nicht kernlos, sondern enthalten Zellen, welche für die hintere Wurzel und den sensiblen Nervenast sicher aus dem Spinalganglion stammen. Auch aus der strangförmigen zelligen Verlängerung des Spinalganglions der Selachier geht nicht ein Teil des Ganglions hervor, sondern ein Nerv. Diese Zellen werden nicht zu Ganglienzellen, sondern zu Neurozyten. Es ist nichts anderes als der embryonale, sensible Nerv, der in diesem Stadium als ein synzytialer Strang von Zellen erscheint, welche denen des Spinalganglions noch ganz gleichartig sind. Auch bei den Säugetieren stammen die Neurozyten des sensiblen Nervenastes aus der Ganglienanlage. Dasselbe ist bei der Entwicklung der dorsalen Wurzel zu beobachten. Sie strahlt nicht vom Ganglion in das Medullarrohr in Form eines kernlosen Faserbündels aus, sondern der dorsale verschmächtigte Teil des Ganglions wird zur sensiblen Wurzel umgebildet, seine Zellen werden zu Neurozyten, nicht zu Ganglienzellen. Wir dürfen daher mit vollem Rechte den ventralen Zellstrang, in welchen sich das distale Ende der Spinalganglien der Selachier fortsetzt, als den sensiblen Nervenast bezeichnen, zumal sich mit ihm bald der motorische Nervenast vereinigt und die Anlage des sympathischen Ganglions nach den genauen Untersuchungen Hoffmanns erst unterhalb der Vereinigungsstelle, also eigentlich schon am gemischten Nerven, liegt.

Welcher Art sind die Zellen des embryonalen Nerven? Sie gleichen den Zellen der Spinalganglien in dieser Zeit so ganz und gar, dass man sich versucht fühlte, sie embryonale Ganglienzellen zu nennen. Man kann aber in diesem Stadium der Entwicklung nicht gut von Ganglienzellen sprechen. Es gibt noch keine Ganglienzellen. Niemand kann den Medullarzellen anmerken, ob sie zu Ganglien- oder Gliazellen bestimmt sind, niemand in den Spinalganglien die künftigen Ganglienzellen von Randzellen unterscheiden. Man kann nur von Anlagen der nervösen Organe, des Rückenmarkes, der Spinalganglien, der Nerven usw. oder von einem embryonalen Rückenmark, Spinal-

ganglion, Nerven sprechen, aber man kann, genau genommen, noch keine ihrer Elemente mit Bestimmtheit als embryonale, d. h. künftige Ganglienzellen bezeichnen. Darum ist es auch zutreffender, den dorsalen verschmächtigten, später strangförmigen Teil der Anlage des Spinalganglions embryonale hintere Wurzel und den distalen dünnen Fortsatz den embryonalen sensiblen Nerven zu nennen, als auch diese Teile dem embryonalen Ganglion zuzurechnen. Denn aus dem ersteren geht tatsächlich die dorsale Wurzel, aus letzterem der sensible Nerv hervor, und aus keinem von beiden wird ein Teil des Ganglions.

Die Zellen selbst, welche sich in den embryonalen Nerven finden, sowohl in der dorsalen Wurzel als im sensiblen Nerven, stammen zweifellos aus derselben Quelle wie die Zellen des Ganglions. Aber deshalb sind sie noch lange nicht Ganglienzellen, schon deshalb nicht, weil nicht einmal alle Zellen der Ganglienanlage selbst zu Ganglienzellen werden, sondern auch zu Neurozyten der Nervenfasern und Randzellen der Ganglienzellen. Will man die Zellen des embryonalen Spinalganglions embryonale Ganglienzellen nennen, dann darf man um so eher die Zellen der embryonalen Nerven embryonale Neurozyten nennen, da sie die Stammzellen künftiger Nervenfaserzellen (Neurozyten) sind.

Wenn man diese Auffassung annimmt, so ergibt sich die prinzipielle Übereinstimmung in der Bildungsweise des Sympathicus bei Säugetieren und Selachiern von selbst. Hier wie dort sind es nicht die Zellen des Spinalganglions, sondern die Zellen des embryonalen Nerven — die embryonalen Neurozyten — welche die Anlage des Sympathicus aufbauen. Hier wie dort sind es die Neurozyten des gemischten Nerven, welche durch intensive Vermehrung und medianwärts gerichtetes Wachstum die Bildung des Sympathicus anbahnen. Sie bilden das Muttergewebe des Sympathicus, aus welchem alle seine mannigfachen Bestandteile sich entwickeln, die sympathischen Ganglienzellen mit ihren „Randzellen" und Nervenfasern, Nervenfaserzellen und chromaffine Zellen.

Mir erscheint diese Übereinstimmung so klar und natürlich, dass ich glaube, man könnte bei vorurteilsloser Beurteilung der Tatsachen zu keinem anderen Schlusse gelangen. Die Wider-

sprüche früherer Darstellungen werden mit einem Schlage beseitigt, und man braucht nicht mehr gezwungene Erklärungsversuche zu Hilfe zu nehmen.

Dass trotz des gleichen Entwicklungstypus bei Säugetieren und Selachiern mannigfache Verschiedenheiten bestehen, wird nicht wundernehmen. Bei den Selachiern erscheinen die Anlagen der einzelnen sympathischen Ganglien örtlich scharf begrenzt:

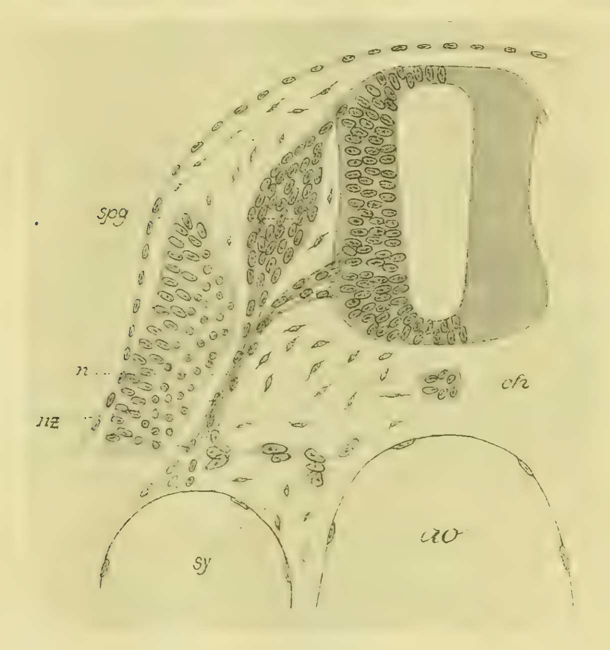


Fig. 2.

Schematische Darstellung der Entwicklung des Sympathicus der Säugetiere. spg = Spinalganglion, n = Spinalnerv, nz = Neurozyten, sy = Anlage des Sympathicus.

bei den Säugetieren wachsen die Neurozyten rasch und diffus aus, von einer Abgrenzung einzelner Anlageherde ist nichts zu merken. Bei den Selachiern bleiben viele der einzelnen Ganglienanlagen während der ganzen Entwicklung getrennt, bei den Säugetieren findet frühzeitig eine netzartige Verbindung der ganzen Länge nach statt. Solche Differenzen kommen aber der Haupttatsache gegenüber, dass es homologe Zellen sind, welche aus der Bahn des gemischten Nerven hervorwachsend

zur Bildung des Sympathicus führen, nicht sehr in Betracht. Wir dürfen deshalb, zumal auch die neueren Untersuchungen an Amphibien (Hoffmann) dafür sprechen, die beschriebene Entstehungsart als den allgemeinen Entwicklungstypus des Sympathicus hinstellen und sagen, dass seine Anlage von den Neurozyten des embryonalen gemischten Nerven gebildet wird, welche medianwärts vordringend, durch

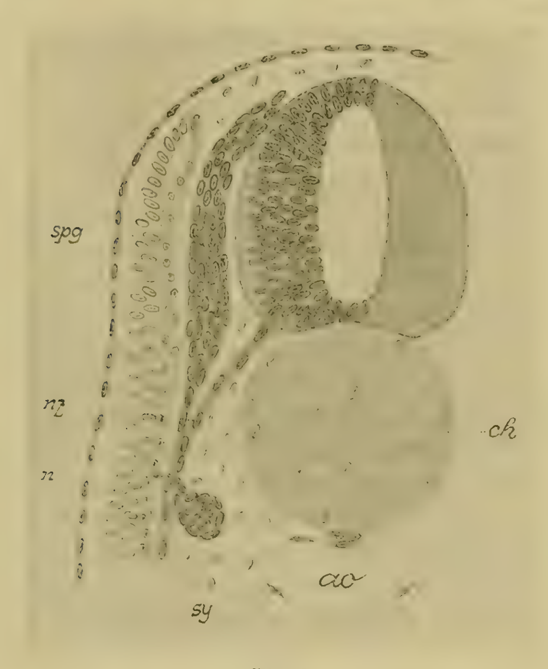


Fig. 3.
Schematische Darstellung der Entwicklung des Sympathicus der Selachier. spg = Spinalganglion, n = Spinalnerv, nz = Neurozyten, sy = Anlage eines sympath. Ganglions.

Vermehrung, Wachstum und Differenzierung das sympathische Nervensystem erzeugen.

Diese Aufgabe der Neurozyten wird nur aus den neueren Untersuchungen über ihre Herkunft und Natur verständlich. In der dorsalen Wurzel, im Spinalganglion und im sensiblen Nervenast gehen sie aus der Ganglienanlage hervor. Sie sind den embryonalen Ganglienzellen ebenbürtig, wie diese vom Medullarepithel und somit vom Ektoderm abzuleiten. Über die Abkunft

der Zellen der vorderen Wurzel herrscht weniger Übereinstimmung. Nach den einen sollen sie direkt von den Medullarzellen, nach anderen aus der Ganglienanlage abstammen; aber darüber, dass auch sie ektodermaler Natur und embryonalen Ganglienzellen gleichzustellen sind, ist man ziemlich einig. Die Zellen des embryonalen gemischten Nerven gelten heute als Abkömmlinge embryonaler Ganglienzellen, als spezifische Elemente des Nervengewebes.

Ob für die Bildung des Sympathicus die Zellen des gemischten Nerven schlechthin oder nur die Zellen des sensiblen Anteils in Frage kommen, kann ich nicht entscheiden. Bei den Säugetieren vermag ich die beiden Anteile nicht mehr auseinanderzuhalten; es gibt nur einen einheitlichen gemischten Nerven mit einheitlichen Neurozyten. Bei Selachiern aber kann man sich nach Hoffmann leicht davon überzeugen, dass hauptsächlich der sensible Anteil der Träger der Sympathicusanlage ist: „Denkt man sich beide Wurzeln einfach einander anliegend, aber nicht verschmolzen, dann sollte man behaupten können, dass die sympathischen Ganglien die unmittelbaren Verlängerungen der Spinalganglien sind. In Wirklichkeit ist dies aber nicht der Fall, denn die beiden Wurzeln verschmelzen miteinander zu dem gemischten Nervenstamm und erst unterhalb dieser Stelle begegnet man dem sympathischen Ganglion.“ Aber man darf „vielleicht den Schluss ziehen, dass dem sympathischen Ganglion mehr sensible als motorische Elemente aus dem Spinalnerven zugeführt werden.“ Ob dieser Schluss zutrifft und ob der Frage, welchem Nervenanteile die den Sympathicus bildenden Neurozyten vorwiegend entstammen, eine besondere Bedeutung zukommt, weiss ich nicht. Manche werden gewiss Gewicht darauf legen, dass bei den Selachiern die Anlage des Sympathicus doch in eine nähere Beziehung zum sensiblen Nervenast (vgl. Sedgwick) und somit zum Spinalganglion gebracht werden kann. Deshalb wollte ich diesen Punkt nicht unerwähnt lassen.

3. Kritik anderer Anschauungen.

Es muss gewiss auffallen, dass angesichts so leicht festzustellender Tatsachen frühere Autoren zu ganz anderen Ansichten über die Entwicklung des Sympathicus gelangten. Dies liegt in erster Linie daran, dass man die „Neurozyten“ nicht anerkennen

wollte. Solange man dem embryonalen Nerven seine eigenen autochthonen Zellen nicht zugestand, musste man den Sympathicus aus dem Mesoderm oder aus ausgewanderten Spinalganglienzellen entstehen lassen. Namentlich letztere Lehre fand Anklang, da man doch die ektodermale Abkunft des Sympathicus retten wollte. Im embryonalen Nerven fand man allerdings mit der Golgimethode keine Zellen, nur Fasern. Mit den gewöhnlichen Kernfärbemitteln aber musste man sie sehen. Da jedoch nach der herrschenden Lehre der embryonale Nerv keine Zellen haben durfte, so mussten sie eingewandert sein. Nur so ist es zu verstehen, dass His jr. die längs der embryonalen Nervenbahn vorhandenen Zellen als auswandernde Spinalganglienzellen bezeichnen konnte. Begreiflich erscheint dies in Frühstadien der Entwicklung, wo die Zellen des Nerven denen des Spinalganglions noch sehr gleichen. Es ist verständlich, dass man den sensiblen Nervenast der Selachier einen strangförmigen Fortsatz des Ganglions nennen kann, dass C. Rabl auch die Zellen des sich entwickelnden Ramus communicans der Selachier kurzweg als Ganglienzellen bezeichnet. Dagegen ist es schon recht schwer, mit His jr. auch bei Vögeln und Säugetieren die Zellen der Nervenbahn als Spinalganglienzellen anzusehen, da hier die Verschiedenheit der kleinen Neurozyten von den rasch heranwachsenden Spinalganglienzellen in kurzer Zeit sehr deutlich wird. Tatsächlich ist sowohl Ónodi als auch His jr. die relative Kleinheit der für den Sympathicus bestimmten Ganglienelemente aufgefallen. Ónodi vermutet, dass der vorderen Wurzel eine wichtige Rolle bei der Entwicklung des Sympathicus zufalle. Dort, wo sie mit dem Spinalganglion in Verbindung tritt, bleiben die Zellen an Grösse zurück, d. h. sie nehmen „sympathischen Charakter“ an. His jr. suchte sich damit zu helfen, dass er zweierlei Elemente im Spinalganglion annahm, von denen die kleineren, mit Lokomotionsvermögen begabt, zu Sympathicuszellen bestimmt sein sollten. „Vom Grenzstrang des Sympathicus wissen wir,“ sagt er, „dass er zunächst als Längskommissur der Rami communicantes angelegt wird und dass in der Folge die Ganglienelemente in Form von Keimzellen aus den Spinalganglien ihm zuwandern.“

Zu solchen Schlüssen kam man, wenn man der herrschenden Lehre zuliebe die Augen vor den Zellen der embryonalen Nerven

verschloss. Die Nervenfäserchen sollen von den Ganglienzellen der Medulla und der Spinalganglien auswachsen, ohne weitere Beihilfe peripherer Zellen gegen die Aorta abbiegen, um die Rami communicantes zu bilden, dann wieder durch Längskommissuren einen Grenzstrang formieren. Dann erst wandern bestimmte kleine Zellen aus dem Spinalganglion aktiv dahin aus und erzeugen die Grenzstrangganglien.

Diese ganze Darstellung beruht auf einem Vorurteile und entspricht nicht den Tatsachen. Zellen sind in den peripheren Nerven schon bei ihrem ersten Auftreten vorhanden und gleichen anfänglich sehr den noch unentwickelten Ganglienzellen. Während aber ein grosser Teil der Zellen des Spinalganglions sich zu typischen Ganglienzellen differenziert, werden die Zellen der peripheren Nervenbahn zu Nervenfaserzellen, Neurozyten. Diese sind zur Zeit der Sympathicusanlage in den Wurzeln, im gemischten Nerven, im Ramus communicans bis an die Aorta hin vorhanden. Sie sind verschieden von den Spinalganglienzellen, da sie eben einen ganz anderen Entwicklungsgang eingeschlagen haben. Abkömmlinge dieser Zellen aber werden wieder zu Ganglienzellen und zwar zu sympathischen, die sich von den spinalen unterscheiden, andere Abkömmlinge werden zu „Randzellen", zu chromaffinen Zellen, zu Nervenfaserzellen. Nur dem Vorurteile, welches die damalige Zeit beherrschte, dass die embryonalen Nerven keine Zellen enthalten, verdankt die Auswanderungshypothese ihre Entstehung. Jetzt, wo die autochthone Existenz und der nervöse Charakter der Neurozyten der embryonalen peripheren Nerven anerkannt ist, fällt jede Veranlassung weg, sie als „wandernde Spinalganglienzellen" anzusehen. Man wird es nicht unwahrscheinlich finden, dass sie die Hauptrolle bei der Bildung des Sympathicus spielen.

Die früheren Darstellungen waren auch in dem Punkte unzutreffend, dass die Rami communicantes und der Grenzstrang angelegt sein sollten, bevor noch die Zellen an ihren Bestimmungsort gelangten. Die Zellen sind es doch, welche den Ramus communicans und die Kommissuren aufbauen und so dem ganzen sympathischen Nervensystem seine zellige Anlage geben. Zuerst entwickelt sich vom gemischten Nerven her ein zelliger Ramus communicans. Dieser bringt eben dadurch, dass seine Zellen zur

Aorta hinwachsen, das Zellenmaterial für die Bildung des Sympathicus an seinen Ort. Dort vermehren sich die Zellen, bleiben in protoplasmatischer Verbindung, verbinden sich auch mit den Zellkolonien, welche von benachbarten Rami communicantes stammen und stellen auf diese Weise eine zunächst rein zellige netzartige Verbindung des Sympathicus in seiner ganzen Längenausdehnung her. Erst sekundär treten in den Verbindungsnerven und im Grenzstrange Nervenfäserchen successive auf. Die Zellen sind die primären Elemente, die Fäserchen die sekundäre Bildung, wie überall in der Entwicklung des Nervensystems die Zellen den Fasern vorangehen. Es gibt einen zelligen Ramus communicans, bevor es einen fasrigen gibt und ebenso anfänglich einen zelligen Grenzstrang und nicht umgekehrt. Aus denselben Zellen aber, die den primären zelligen Ramus communicans und das Netzwerk der Sympathicusanlage bilden, gehen auch die Ganglienzellen des Sympathicus hervor und nicht aus ortsfremden eingewanderten Elementen.

4. Die Neurozyten.

Mit einigen Worten möchte ich wegen der Wichtigkeit des Gegenstandes noch davon sprechen, welche Bedeutung die in meiner Darstellung den Neurozyten zugewiesene Rolle für die Beurteilung dieser Zellart im allgemeinen zu haben scheint.

Nach der von Bidder und Kupffer begründeten „Ausläuferlehre“ sollten die Nervenfasern als Zellfortsätze von ihren Ursprungsganglien bis an ihr Ende auswachsen. Diese Ansicht wurde sehr dadurch unterstützt, dass nach Autoritäten wie His und Kölliker die embryonalen Nerven keine Zellen oder Kerne enthalten sollten. Die Schwannschen Zellen oder „Scheidenzellen“ wären erst ein späteres Erzeugnis nachträglich eingewanderter Bindegewebszellen. Vergeblich wiesen einige Autoren (Balfour, Dohrn, Beard, Froriep u. a.) immer wieder darauf hin, dass sich in den embryonalen Nerven schon bei ihrem ersten Auftreten unzweifelhaft Zellen finden, die man den Nervenelementen zurechnen müsse. Erst in neuester Zeit ist ein allgemeiner Umschwung eingetreten. Fast in allen neueren Arbeiten (Carpenter u. v. a.), selbst von Anhängern der Ausläuferlehre, wie Harrison, wird die ganglionäre Abkunft der Scheidenzellen anerkannt. Ich selbst konnte

an der dorsalen Wurzel von Kaninchenembryonen die schrittweise Umwandlung embryonaler Zellen der Ganglionanlage in Neurozyten nachweisen. Kölliker (41), früher einer der unzugänglichsten Gegner, sprach sich in seiner letzten, nachgelassenen Schrift zugunsten der ektodermalen Natur der Scheidenzellen aus. Nun folgte auch v. Lenhossék (47). Er glaubt mit Harrison, dass die Zellen der motorischen und sensiblen Nerven aus den Spinalganglien abstammen und dass aus diesen alle künftigen Scheidenzellen hervorgehen.[1])

---

[1]) Die Verkündigung seiner Meinungsänderung nimmt v. Lenhossék zum Anlass, um meine Behauptung als unrichtig zu bezeichnen, dass die bei der Bildung der Wurzeln anfangs sichtbaren Zellen bei der weiteren Entwicklung an Ort und Stelle verbleiben und sich ohne Lageänderung zu den späteren Zellenelementen der Wurzel gestalten. Eine so widersinnige Behauptung, dass die anfangs sichtbaren Zellen „ohne Lageänderung" zu den späteren Zellen der Wurzel werden sollen, habe ich nirgend aufgestellt. Dass die ursprünglichen Zellen während des Wachstums und der Ausgestaltung der Nervenwurzel an einem fixen Punkte verharren sollten, ist mir selbstverständlich niemals eingefallen. Ich sagte, dass die von allem Anfang vorhandenen Zellen der hinteren Wurzel „an Ort und Stelle" verbleiben. Das soll natürlich nicht mehr heissen, als dass sie und ihre Abkömmlinge dauernd im Bereiche der hinteren Wurzel bleiben. Der ganze Zweck und Sinn meiner Ausführungen lässt meines Erachtens keine andere Auslegung zu. Es sollte der Gegensatz meiner Beobachtungen und jener Anschauungen, die am schlagendsten durch das bekannte Golgibild v. Lenhosséks über die Entwicklung des peripheren Nervensystems des Hühnchens (46) illustriert werden, zum Ausdrucke kommen. Nach v. Lenhosséks Meinung enthält die embryonale hintere Wurzel anfänglich absolut keine Zellen oder Kerne. Erst spät versorgt das umgebende Bindegewebe ihre Nervenfasern mit Zellen. Nach meiner Darstellung enthält die hintere Wurzel von ihrer ersten Bildung an Zellen, die den embryonalen Ganglienzellen gleichwertig sind. Diese wandeln sich zu langgestreckten Neurozyten der Wurzel um. Sie schwinden niemals aus deren Gebiete, um etwa einwandernden Bindegewebszellen den Platz zu räumen, sondern bleiben dauernd „an Ort und Stelle", d. h. im Bereiche der Wurzel und erzeugen die Neurozyten, die sogenannten Schwannschen Zellen der Nervenfasern. Ich habe nicht im entferntesten daran gedacht, dass die betreffende Stelle anders verstanden werden könnte. Am allerwenigsten aber hätte ich erwartet, dass v. Lenhossék, der doch am besten den wichtigen Gegensatz zwischen meiner und seiner Darstellung sollte beurteilen können, eine so unvernünftige Meinung herauslesen werde, dass die Zellen „ohne Lageänderung" an ihrem Orte verbleiben sollten. Die Tatsache, dass die embryonalen Nerven in einem gewissen Stadium ihrer Entwicklung kernarm sind, habe ich weder

In der Wandlung der Meinungen über die Nervenfaserzellen erblicke ich einen sehr bedeutungsvollen Fortschritt in der Lehre vom Aufbau des Nervensystems. Man zweifelt jetzt nicht mehr an dem Vorhandensein der Zellen im embryonalen peripheren Nerven, und man glaubt ziemlich allgemein, dass sie schon vermöge ihrer Abkunft den spezifischen Nervenelementen zugehören. Von diesen Elementen stammen in der Folge die bleibenden Zellen der peripheren markhaltigen und marklosen Nervenfasern ab.

Insbesondere gewinnen dadurch jene Anschauungen eine Stütze, welche die Neurozyten für die Bildung oder Neubildung der peripheren Nervenfasern in Anspruch nehmen (Balfour, Dohrn, Beard, v. Kupffer, Raffaele, Neumann, Bethe, Schultze, Brachet, van Gehuchten, Raimann, Barfurth, Marguliès u. a.).

Es ist klar, dass früher der vermeintliche Bindegewebscharakter der fraglichen Zellen solchen Ansichten sehr im Wege stand. Jetzt aber darf die Anerkennung ihres ektodermalen, spezifisch nervösen Charakters als gesichert gelten.

Das Gewicht dieses Argumentes glaube ich durch meine vorliegende Darstellung noch verstärkt zu haben. Die Zellen des embryonalen Nerven — die embryonalen Neurozyten — bilden die Anlage des Sympathicus. Aus den Zellhäufchen der ersten Anlage geht aber das ganze sympathische Nervensystem mit seinen Ganglien und Nerven hervor. Man wird es doch nicht unwahrscheinlich finden, dass Elemente dieser Art auch bei der Bildung und Regeneration cerebrospinaler Nervenfasern eine wesentliche Rolle spielen können. Schon im Jahre 1873 hat Sigmund Mayer die sog. Kerne der Schwannschen Scheide den spezifisch nervösen Elementen zugerechnet,

zu ignorieren noch totzuschweigen beabsichtigt, wie mir v. Lenhossék zumutet, sondern in den mir gezogenen Grenzen meiner Ausführungen zu erwähnen keinen Anlass gefunden. Es ist aber nicht uninteressant, dass gerade v. Lenkossék mit so scharfen Worten jene verurteilt, die sich mit unbequemen wissenschaftlichen Tatsachen in unlöblicher Weise abzufinden suchen. Ich wüsste kein zutreffenderes Beispiel für die von v. Lenhossék so streng gerügte Methode zu nennen, als dass gerade er bis in die jüngste Zeit die Zellen im embryonalen Nerven beharrlich ignorierte, Zellen, die doch so leicht zu sehen sind, dass er jetzt mit einem Male sich von ihrer Existenz und ektodermalen Abkunft zu überzeugen vermochte.

und Apáthy bezeichnete die Zellen der Nervenfasern geradezu als „Nervenzellen“.

Auch im sympathischen Nervensystem gehen aus einer vorerst einheitlichen Anlage Ganglienzellen und Neurozyten hervor. Die Nervenfasern werden auch hier sichtbar, bevor sich typische, charakteristische Ganglienzellen differenziert haben und erscheinen anfänglich in der Form langgestreckter, bandförmiger, mit Kernen besetzter Synzytien. Es vollzieht sich also die Entwicklung der Nervenfasern auch hier in einer Weise, die am ehesten unter der Annahme einer multicellulären Entstehung zu verstehen wäre. Die betreffenden Bilder gleichen jenen, welche man an embryonalen Hautnerven der Säugetiere zu beobachten vielfach Gelegenheit hat. Jedenfalls aber sind Ganglienzellen und Nervenfaserzellen (Neurozyten) Abkömmlinge derselben Mutterzellen. Beide stammen aus den einheitlichen sympathischen Zellhäufchen, deren Ursprung mit Sicherheit auf die Neurozyten der Spinalnerven zurückgeführt werden kann.

Bei der Betrachtung der Entwicklungsweise des sympathischen Nervensystems drängt sich auch die Frage nach der Herkunft der peripheren Ganglienzellen auf, die in manchen Organen (z. B. Zunge, Speicheldrüsen) konstant vorhanden sind, die aber gelegentlich auch an atypischen Stellen gefunden werden. Ich will mich über diesen Punkt nicht näher verbreiten und nur das Vorkommen von Ganglienzellenhaufen im Plexus brachialis, lumbalis und sacralis bei Hunden, Katzen und Kaninchen hervorheben (Ott). Am wahrscheinlichsten finde ich die Annahme, dass auch diese Ganglienzellen nicht aus irgendwelchen entfernteren vorgebildeten Ganglien einwandern, sondern dass sie in ähnlicher Weise wie die sympathischen Ganglien aus den indifferenten Zellen der eindringenden embryonalen Nerven, d. h. auch aus embryonalen Neurozyten, hervorgehen. Derselbe Vorgang, der zur Bildung des sympathischen Grenzstranges führt, könnte sich wiederholt an den vordringenden, peripheren Ästen der embryonalen Nerven abspielen und so zur Entwicklung von peripheren Ganglien Anlass geben.

Auch für die pathologische Neubildung von Ganglienzellen (z. B. in Nervengeschwülsten) wäre diese Möglichkeit der Entstehung peripherer Ganglienzellen in Frage zu ziehen.

5. Schluss.

Ich bin am Schlusse meiner Ausführungen und will nur noch in Kürze einige Hauptpunkte meiner Darstellung herausheben.

Allgemein wird gelehrt, dass sich die sympathischen Ganglien aus Elementen der Spinalganglien entwickeln. Die hierfür bestimmten Zellen sollen sich vom distalen Pole des Spinalganglions abschnüren oder aktiv in den fasrig vorgebildeten Grenzstrang einwandern.

Ich bestreite es, dass der Sympathicus unmittelbar aus vorgebildeten Ganglienzellen hervorgehe. Die Zellen seiner Anlage werden weder direkt vom Spinalganglion abgelöst, noch wandern sie aus dem Spinalganglion aus. Die Anlage des Sympathicus wird vom Spinalganglion durch den Ramus ventralis des Spinalnerven getrennt. Von den Zellen des Spinalnerven stammen die Bildungszellen des Sympathicus ab. Embryonale Neurozyten biegen aus der Bahn des gemischten Nerven medianwärts ab. Durch Vermehrung erzeugen sie einen synzytialen Zellstrang, der vom Spinalnerven gegen die Aorta hinzieht. So entsteht zunächst ein primärer, zelliger Ramus communicans. Er zerteilt sich in eine grössere Anzahl von endständigen Zellhäufchen, die untereinander durch Zellfortsätze in Verbindung stehen. Diese von den Neurozyten der Spinalnerven abstammenden Zellhäufchen bilden die Anlage des sympathischen Grenzstranges.

In derselben Weise lässt sich die Entwicklung des Sympathicus der Selachier darstellen. Nur bilden bei diesem die embryonalen Neurozyten der Rami ventrales der einzelnen Spinalnerven örtlich scharf begrenzte Anlagen der sympathischen Ganglien, die dann an ihren Bestimmungsort vorrücken.

Es scheint also annehmbar, die Anlage des Sympathicus im allgemeinen auf die Neurozyten der embryonalen Spinalnerven als ihre Quelle zurückzuführen. Das bisher verwendete Paradigma, in welchem die Sympathicuszellen als direkte Abkömmlinge der Spinalganglienzellen erscheinen, ist in diesem Sinne abzuändern.

Es ist nicht unwahrscheinlich, dass die embryonalen Neurozyten auch bei der Bildung peripherer, spinaler und sympathischer

Nervenfasern, bei der Entwicklung peripherer Ganglienzellen, bei der Regeneration peripherer Nervenfasern und bei der pathologischen Neubildung von Ganglienzellen eine wesentliche Rolle spielen.

Prag, November 1906.

C. Erklärung der Abbildungen auf Tafel XV—XVII.

Sämtliche Zeichnungen sind mit Hilfe des Zeichenapparates ausgeführt worden.

Öfter wiederkehrende Bezeichnungen:

ao = Aorta.
bk = (rote) Blutkörperchen.
ch = Chorda.
dw = dorsale Wurzel.
n = Spinalnerv.
nz = Neurozyt.
rc = Ramus communicans.
spg = Spinalganglion.
sy = Sympathicus.
vc = Vena cardinalis.

Fig. 1. Aus einem Querschnitte durch einen Kaninchenembryo von 11 Tagen 6 Stunden in der Höhe der Lungenanlage. Der fibrilläre Spinalnerv (n) mit zahlreichen randständigen Neurozyten (nz). Vom distalen Ende zweigt nach rechts (medianwärts) eine Gruppe verästelter Neurozyten ab, die schon eine Strecke weit deutlich zu verfolgen sind und einen primären, zelligen Ramus communicans (rc) bilden, welcher die Neurozyten zur Anlage des Sympathicus an ihren Bestimmungsort bringt. Vergr. 300.

Fig. 2. Aus einem Querschnitte durch einen Kaninchenembryo von 11 Tagen 6 Stunden in der Höhe der Lungenanlage. Der fibrilläre Spinalnerv (n) enthält zahlreiche Neurozyten (nz). Am distalen Ende sind sie dichtgedrängt, und überschreiten bei × nach rechts (medianwärts) die Grenze des Spinalnerven, um die Anlage des Sympathicus zu bilden. Vergr. 200.

Fig. 3. Aus einem Querschnitte durch einen Kaninchenembryo von 11 Tagen 6 Stunden in der Höhe der Lungenanlage. Der fibrilläre Spinalnerv (n) mit zahlreichen Neurozyten (nz). Vom distalen Ende zweigt ein einfacher von Neurozyten gebildeter Zellstrang nach rechts (medianwärts) ab, die Anlage des primären Ramus communicans (rc), der die Neurozyten für die Anlage des Sympathicus an die Aorta leitet. Vergr. 300.

Fig. 4. Aus einem Querschnitte durch einen Kaninchenembryo von 11 Tagen 15 Stunden. Der fibrilläre Spinalnerv (n) enthält

zahlreiche Neurozyten (nz), die im distalen Teile dichter gehäuft sind. Vom Nerven bis an die Aortenwand sind sporadische, dunklere, mit Fortsätzen ausgestattete Zellgruppen zu verfolgen, die aus den Neurozyten stammenden Zellhäufchen der Sympathicusanlage (sy). Vergr. 200.

Fig. 5. Schematischer Querschnitt durch den Rumpf eines Kaninchenembryo von etwa $11\frac{1}{2}$ Tagen zum Zwecke der Orientierung. Das rechteckig abgegrenzte Gebiet ist in den voranstehenden Figuren zur Darstellung gelangt.

Fig. 6. Querschnitt durch das Körperende eines Kaninchenembryo von 14 Tagen, unterhalb der Urnieren. Um Raum zu sparen, musste die Figur um 90 Grad gedreht werden. Vom Spinalnerven (n), der reichlich Neurozyten führt, geht am distalen Ende ein synzytialer, von Neurozyten gebildeter Zellstrang medianwärts ab, welcher nahe der Medianlinie zu dichten Zellhäufchen anschwillt, den Anlagen sympathischer Geflechtganglien (sy). Bemerkenswert ist der geringe Differenzierungsgrad des gesamten Nervensystems in diesem Alter am kaudalen Körperende. Vergr. 140.

Fig. 7. Vergrösserte Darstellung des distalen Abschnittes des Spinalnerven, des Verbindungsstranges und der sympathischen Zellhäufchen aus der vorigen Figur, die man sich um 90 Grad gedreht denken muss. Sehr deutlich erscheint der kontinuierliche Zug der Neurozyten (nz) vom Spinalnerven bis zur Medianlinie, wo sie die Anlagen sympathischer Ganglien (sy) bilden. Vergr. 200.

Fig. 8. Aus einem Querschnitte durch die Herzgegend eines Kaninchenembryo von 12 Tagen. Der früher rein zellige Ramus communicans (rc) beginnt an seiner Abgangsstelle vom Spinalnerven (n) fasrig zu werden. Vergr. 200.

Fig. 9. Aus einem Querschnitte durch die Herzgegend eines Kaninchenembryo von 12 Tagen. Die an der Abgangsstelle vom Spinalnerven (n) beginnende fibrilläre Differenzierung des Ramus communicans ist in immer abnehmendem Grade eine Strecke weit medianwärts zu verfolgen, worauf direkt die sympathischen Zellsynzytien anschliessen (sy). Vergr. 200.

Fig. 10. Aus einem Querschnitte durch einen Kaninchenembryo von 14 Tagen in der Gegend der Urnieren. Der Spinalnerv (n) enthält reichlich Neurozyten (nz). Der Ramus communicans (rc) hat schon ganz das gleiche Aussehen eines fibrillären, von Kernen durchsetzten Nerven. Sein medianes Endstück aber verzweigt sich in die synzytialen Zellstränge und Zellhäufchen der Sympathicusanlage (sy). Vergr. 150.

Fig. 11. Aus einem Querschnitte durch einen Kaninchenembryo von 14 Tagen in der Urnierengegend. Vom Spinalnerven (n) geht ein schon fibrillär differenzierter, mit Neurozyten (nz) ausgestatteter Ramus communicans zur Anlage des Grenzstranges (sy), welche sich immer noch als eine rein zellige Aufsplitterung des Ramus communicans darstellt. Vergr. 200.

Fig. 12. Aus einem Querschnitte durch das Körperende eines Kaninchenembryo von 15 Tagen, unterhalb der Urnieren. Der fibrilläre, mit Neurozyten ausgestattete Ramus communicans (rc) zerteilt sich an seinem medialen Ende pinselförmig in die synzytialen Zellhäufchen des Sympathicus (sy). Vergr. 200.

Fig. 13. Aus einem Frontalschnitt durch einen Kaninchenembryo von 15 Tagen. Gegend der Nierenanlage. Die Äste des Ramus communicans (rc) sind fibrillär und reich an Neurozyten. Ihre mediale Endverzweigung bildet ein zusammenhängendes, zelliges Netzwerk, das erste Stadium des sympathischen Grenzstranges. Vergr. 200.

D. Literaturverzeichnis.

A. Zitierte Arbeiten über die Entwicklung des Sympathicus.

1. Balfour, F. M.: The Development of Elasmobranch Fishes. Development of the Spinal Nerves and of the Sympathetic Nervous System. Journal of Anatomy and Physiology, Vol. XI, 1877.
2. Derselbe: Handbuch der vergleichenden Embryologie. Übersetzt von Vetter, Jena 1881.
3. Fusari, R.: Contribuzione allo studio dello sviluppo delle capsule surrenali e del simpatico nel pollo e nei mammiferi. Archivio per le Scienze Mediche, Vol. XVI, Torino 1892.
4. His, W. jun.: Die Entwicklung des Herznervensystems bei Wirbeltieren. Abhandl. d. math.-phys. Cl. d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wissensch., Bd. XVIII, Leipzig 1891.
5. Hoffmann, C. K.: Zur Entwicklungsgeschichte des Sympathicus. I. Die Entwicklungsgeschichte des Sympathicus bei den Selachiern (Acanthias vulgaris). Verhandel. d. Kon. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam (Tweede Sectie), Deel VII, 1900.
6. Derselbe: Zur Entwicklungsgeschichte des Sympathicus. II. Die Entwicklungsgeschichte des Sympathicus bei den Urodelen. Ibidem, Deel VIII, 1902.
7. Jones, W. C.: Notes on the Development of the Sympathetic Nervous System in the Common Toad. Journ. of Compar. Neurol. and Psychol., Vol. XV, 1905.
8. Kohn, A.: Über die Entwicklung des peripheren Nervensystems. Verhandl. d. anatom. Gesellsch. auf d. 19. Versamml. in Genf. Ergänzungsheft zum 27. Bd. d. Anatom. Anz., Jena 1905.
9. Derselbe: Ganglienzelle und Nervenfaser. Münchener mediz. Wochenschr., Nr. 27, 1906.
10. Mazzarelli, G.: Sur l'origine du sympathique. XIe Congrès international des sciences médicales, Rome 1894. Archives italiennes de biologie, T. XXII, Turin 1895.
11. Ónodi, A. D.: Über das Verhältnis der cerebrospinalen Faserbündel zum sympathischen Grenzstrange. Archiv f. Anat. u. Entw., 1884.

12. Derselbe: Über die Entwicklung des sympathischen Nervensystems. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 26, Bonn 1886.
13. Paterson, A. M.: Development of the Sympathetic Nervous System in Mammals. Philos. Transact. Roy. Soc. London, Vol. 181, 1891.
14. Rabl, C.: Theorie des Mesoderms. (Fortsetzung.) Morpholog. Jahrbuch, Bd. 19, Leipzig 1892.
15. Derselbe: Über die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier. Morpholog. Jahrb., Bd. 24, 1896.
16. Roud, A.: Contribution à l'étude du développement de la capsule surrénale de la souris. Bulletin de la Soc. vaudoise des Sciences natur, Vol. 38. Lausanne 1903.
17. Schenk und Birdsall, W. R.: Über die Lehre von der Entwicklung der Ganglien des Sympathicus. Mitteilungen aus d. embryol. Instit. III, Wien 1878.
18. Sedgwick, A.: On the Inadequacy of the Cellular Theory of Development and on the Early Development of Nerves, particulary of the Third Nerve and of the Sympathetic in Elasmobranchii. Quarterly Journal of Microscop. Science, Vol. 37 — New Series, London 1895.
19. Taft, B.: De l'histogenèse des fibres du Grand Sympathique chez l'homme et les mammifères. Thèse, Paris 1902.
20. Van Wyhe, J. W.: Über die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Exkretionssystems bei Selachiern. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 33, Bonn 1889.

B. Andere zitierte Arbeiten.

21. v. Apáthy, St.: Studien über die Histologie der Najaden. Biolog. Zentralblatt, Bd. 7, 1887/8.
22. Derselbe: Nach welcher Richtung hin soll die Nervenlehre reformiert werden. Biolog. Zentralblatt, Bd. 9, 1889/90.
23. Bardeen, Ch. R.: The Growth and Histogenesis of the Cerebro-spinal Nerves in Mammals. Americ. Journ. of Anat., Vol. II, 1903.
24. Barfurth, D.: Die Regeneration peripherer Nerven. Verhandl. d. Anatom. Gesellsch. auf der 19. Vers. in Genf. Ergänzungsheft zum Anatom. Anz., Bd. 27, 1905.
25. Beard, J.: Morphological Studies. II. The Development of the Peripheral Nervous System of Vertebrates. Quarterly Journ. of Microscop. Science, Vol. 29, Part 2, New Ser., London 1889.
26. Derselbe: The Histogenesis of Nerve. Anat. Anz., Bd. 7, 1892.
27. Bethe, A.: Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.
28. Bidder und Kupffer: Untersuchungen über die Textur des Rückenmarks und die Entwicklung seiner Formelemente. Leipzig 1857.
29. Brachet, A.: Sur l'histogenèse et la signification morphologique des fibres nerveuses periphériques. Bull. Soc. royale des sciences médic. et natur, Bruxelles 1905.

30. Carpenter, F. W.: The Development of the Oculomotor Nerve, the Ciliary Ganglion, and the Abducent Nerve in the Chick. Bull. of the Museum of Compar. Zoology at Harvard College, Vol. 48, 1906.

31. Dohrn, A.: Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. Nr. 17. Nervenfaser und Ganglienzelle. Histogenet. Untersuchungen. Mitteil. d. Zoolog. Station zu Neapel, Bd. 10, 1891.

32. Derselbe: Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. Nr. 20. Die Schwannschen Kerne, ihre Herkunft und Bedeutung. Erwiderung an A. v. Kölliker, Ibidem, Bd. 15, 1901/2.

33. Froriep, A.: Diskussion zum Vortrage O. Schultzes über die Entwicklung des peripheren Nervensystems. Verhandl. d. Anatom. Gesellsch. 18. Vers. Jena 1904 und zum gleichnamigen Vortrage A. Kohns, Ibidem, 19. Vers. in Genf, 1905.

34. Harrison, R. G.: Über die Histogenese des peripheren Nervensystems bei Salmo salar. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 57, Bonn 1901.

35. Derselbe: Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Sinnesorgane der Seitenlinie bei Amphibien. Ibidem, Bd. 63, 1903.

36. Derselbe: Neue Versuche und Beobachtungen über die Entwicklung der peripheren Nerven der Wirbeltiere. Sitzgsber. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn, 1904.

37. Held, H.: Zur Histogenese der Nervenleitung. Verh. d. Anat. Ges. 20. Vers. in Rostock. Anat. Anz., Ergänzungsheft z. 29. Bd., Jena 1906.

38. His, W.: Über die Anfänge des peripherischen Nervensystems. Archiv f. Anat. u. Physiol., Anatom. Abt., 1879.

39. Derselbe: Die Entwicklung des menschlichen Gehirns während der ersten Monate. Leipzig 1904.

40. Kölliker, A.: Über die Entwicklung der Nervenfasern. Verhandl. d. Anatom. Gesellsch., 18. Vers. in Jena. Ergänzungsheft zum Anatom. Anz., Bd. 25, 1904.

41. Derselbe: Die Entwicklung der Elemente des Nervensystems. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 82, Leipzig 1905.

42. Kohn, A.: Die Paraganglien. Archiv f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 62, Bonn 1903.

43. Derselbe: Das chromaffine Gewebe. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 12, Wiesbaden 1903.

44. Kupffer, C.: Die Entwicklung von Petromyzon Planeri. Archiv. f. mikrosk. Anat., Bd. 35, Bonn 1890.

45. Derselbe: Die Entwicklung der Kopfnerven der Vertebraten. Verhandl. der Anatom. Gesellsch., 5. Versamml. in München, 1891.

46. v. Lenhossék, M.: Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen. Fortschritte der Medizin, Bd. X, 1892.

47. Derselbe: Zur Frage nach der Entwicklung der peripherischen Nervenfasern. Anatom. Anzeiger, Bd. 28, 1906.

48. Marguliès, A.: Über die Vorgänge in einem dauernd von seinem Zentrum losgelösten Stumpfe eines peripheren Nerven. Verhandl. der Ges. Deutscher Naturforscher u. Ärzte, Meran 1905.

49. Mayer, S.: Zur Lehre von der Struktur der Spinalganglien und der peripherischen Nerven. Anzeiger d. Kais. Akad. der Wiss., Wien 1873.
50. Müller, E.: Studien über die Spinalganglien. Biologiska Föreningens Förhandlingar. Verh. d. Biolog. Ver., Stockholm 1890.
51. Derselbe: Untersuchungen über den Bau der Spinalganglien. Nord. med. Arkiv, Bd. 23, 1891.
52. Neumann, E.: Degeneration und Regeneration nach Nervendurchschneidungen. Archiv f. Heilk., Bd. 9, 1868.
53. Ott, N.: Über peri- und endoneurale Wucherungen in den Nervenstämmen einiger Tierspezies. Inaug.-Dissert., Bern 1894.
54. Raffaele, F.: Per la genesi dei nervi da catene cellulari. Anatom. Anz., Bd. 18, 1900.
55. Raimann, E.: Beitrag zur Kenntnis der Markscheidenregeneration im peripheren Nerven. Jahrb. f. Psychiatrie, Bd. 26, 1905.
56. Derselbe: Zur Frage der autogenen Regeneration der Nervenfasern. Neurolog. Zentralbl., Jahrg. 25, 1906.
57. Schultze, O.: Über die Entwicklung des peripheren Nervensystems Verhandl. d. Anatom. Gesellsch., 18. Vers. in Jena. Ergänzungsheft z Anatom. Anz., Bd. 25, 1904.
58. Derselbe: Beiträge zur Histogenese des Nervensystems. 1. Über die multizelluläre Entstehung der peripheren sensiblen Nervenfaser und das Vorhandensein eines allgemeinen Endnetzes sensibler Neuroblasten bei Amphibienlarven. Archiv f. mikr. Anat. u. Entwicklungsg., Bd. 66, 1905.
59. Van Gehuchten: Considérations sur la structure interne des cellules nerveuses et sur les connexions anatomiques des neurones. Le Névraxe, Vol. VI, 1904.
60. Vignal, W.: Mémoire sur le développement des tubes nerveux chez les embryons de mammifères. Archives de Physiol. norm. et pathol., 3e série T. I, Paris 1883.

Aus dem anatomisch-biologischen Institute der Universität Berlin.

Zur Lehre über die Entwicklung von Paraphysis und Epiphysis bei den Schlangen.

Von

Dr. **L. W. Ssobolew** aus St. Petersburg.

Hierzu Tafel XVIII.

Die Frage von der Epi- und Paraphysenentwicklung gerade bei den Schlangen ist bis jetzt weniger studiert worden. Das Literaturstudium zeigt (Gaupp), dass die Forscher sich mit der Entwicklung der oberen Hirnanhängen besonders bei den Lacertilien beschäftigten und nur beiläufig auch die Schlangen darauf untersucht und beschrieben haben. Leydig hat z. B. einen Embryo und ein erwachsenes Exemplar von Coronella austriaca und dann einen jungen 17 cm langen Tropidonotus natrix und zwei Embryonen davon untersucht; es ist dies die eingehendste Arbeit aus der mir zugänglichen Literatur. Darum hat mir Herr Geheimrat Prof. Dr. O. Hertwig vorgeschlagen, diese Frage eingehender zu studieren.

Als Material dienten mir zwei Arten von einheimischen Schlangen, Tropidonotus natrix und Vipera berus. Einen Teil der Embryonen und zwar sämtliche von Tropidonotus n. habe ich schon in Alkohol, nach der Fixation mit Pikrin-Essig-Sublimat von Prof. Dr. R. Krause und Dr. Poll bekommen, andere Embryonen habe ich selber frisch in dieselbe Flüssigkeit eingelegt. Die Köpfe von Embryonen (die kleinsten gänzlich) waren in toto mit Boraxkarmin durchgefärbt, in Paraffin eingebettet und später mit Bismarckbraun und Bleu de Lyon nachbehandelt. Die Köpfe von neugeborenen und erwachsenen Tieren waren nach Entkalkung in Celloidin-Paraffin kombiniert eingebettet und erst im Schnitt mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt. Sämtliche Stücke wurden in Schnittserien, 15 μ dick zerlegt.

Im ganzen hatte ich zehn Exemplare von Tropidonotus natrix — acht Embryonen (Fig. Nr. 9 Photogramme in doppelter Grösse), eine neugeborene und eine erwachsene Ringelnatter.

Bei den ersten, jüngsten zwei Embryonen von Ringelnatter konnte ich nichts von oberen Hirnanhängen sehen, und zwar bei dem zweiten grösseren wohl nur wegen des schlechten Zustandes des schon seit längerer Zeit konservierten Präparates.

Bei dem Embryo Nr. 3 zeigt sich erst die Epiphyse als eine doppelte Ausstülpung der Hirnblasen am Übergange des Zwischenhirns in das Mittelhirn. Es sind zwei kleine blinde Säckchen, die eine gemeinsame weite Öffnung in die Hirnblasenhöhle haben. Die zwischen beiden Säckchen befindliche Scheidewand erreicht nicht ganz das Niveau der Hirnblasenwand und darum nenne ich das Säckchen doppelt und die Öffnung eine gemeinsame. Die eigene Wand beider Gebilde ist etwas dünner, als die Hirnwand in der Umgebung und besteht aus einer doppelten Reihe niedriger zylindrischer Zellen. Gegenüber der Epiphyse auf der unteren Hirnblasenwand sieht man eine Verdickung — die Hypophysis. Eine Paraphysis ist noch nicht angelegt.

Bei dem Embryo Nr. 4 ist das Bild beinahe dasselbe, wie bei dem Nr. 3, nur ist das Gebilde in frontaler Richtung etwas grösser und infolge dessen auf einer grösseren Anzahl von Schnitten sichtbar; die vordere Hälfte des Säckchens ist jetzt kaum zu sehen. Die allgemeine Wand der Säckchen ist etwas dicker geworden. Gleich hinter dem Gebilde bemerkt man die Anfangsstadien in der Bildung der Commissura posterior mit ihren blau gefärbten Nervenfasern.

Die Schnitte des Embryo Nr. 5 zeigen ein nur wenig vorgeschrittenes Bild von der Epiphyse, eine Paraphyse konnte ich, ebenso wie bei Nr. 4, noch nicht finden. Dieselbe erscheint erst bei dem Embryo Nr. 6 in der Form einer unscharf begrenzten Ausstülpung der oberen Hirnblasenwand zwischen dem Vorder- und Zwischenhirn. Die Epiphyse bei demselben Embryo ist in die Höhe gewachsen; ihre Kommunikation mit der Hirnhöhle ist noch ziemlich weit; an ihrem oberen Ende zeigt sie eine kleine Vertiefung mit der Bildung von zwei rundlichen Körnern, — dem vorderen und hinteren. Der Körper der Epiphyse hat eine dickere Wand als der Stiel.

Bei dem Embryo Nr. 7 (siehe Fig. 4), ist die Epiphyse schon viel grösser geworden. Sie stellt einen birnförmigen Ansatz dar, der mittels eines kurzen Stieles mit dem Hirn, d. h. mit

dem vorderen Teile der Commissura posterior in Verbindung steht. Im Stiel, sowie im Körper selbst, findet sich ein enger Kanal, der mit der Hirnhöhle kommuniziert. Der Körper ist von einer Menge von Zellen gebildet, welche nicht mehr eine ausgesprochene Zylinderform haben, vielmehr polyedrisch und dabei kleiner sind, als die Zellen in den nächsten Abschnitten der Hirnrinde. Die Wand des Stieles ist nur von 2—3 Reihen von Zellen gebildet. Am vorderen Ende des jetzt schon bemerkbaren Plexus chorioideus anterior, vor der Zirbel, sieht man deutlich eine grössere sackförmige Falte, die in einer Grube sitzt und mit ihrem Gipfel etwa wieder die Hirnoberfläche erreicht.

Bei dem Embryo Nr. 8 ist im Vergleich mit dem Nr. 7 nicht viel neues zu konstatieren. Die Epiphyse ist beinahe von derselben Grösse und auch ungefähr ebenso wenig, wie früher, von der Hirnoberfläche entfernt. Der Plexus chorioideus ist schon viel besser abgesetzt, — er hat schon Falten, die nach unten gehen. Im ganzen hat seine obere Fläche vorne eine Neigung nach unten, resp. innen und an seiner vorderen Grenze springt wieder bis zum früheren Niveau eine sackförmige Ausstülpung vor, die Paraphyse, welche an ihrem freien Ende wieder einige kleinere seitliche Ausstülpungen trägt.

Die Zwischenstadien bis zur Geburt zu erhalten, ist mir bei der Ringelnatter nicht gelungen. Die Verhältnisse gleich nach der Geburt sind auf den Figg. 5 und 8 wiedergegeben. Die Epiphyse ist stark gewachsen und mit der Commissura posterior durch einen dünnen Stiel verbunden. Sie stellt einen breiten, birnförmigen Körper dar, der mit dem Sinus venosus longitudinalis innig verbunden ist. Die äussere Wand des Sinus teilt sich in der Nähe der Zirbel in zwei Lamellen und umhüllt die Zirbel. Von ihrem früheren Lumen ist eine Andeutung nur im Stiel zu finden. Der Körper selbst ist solide und besteht aus einer Menge epithelialer polygonaler, etwas länglicher Zellen. Eine regelmässige Anordnung existiert nicht. Die Zellen liegen in Gruppen, durch Kapillaren von einander getrennt. Ihr Protoplasma ist zart, mit wenigen feinen Körnchen; der Kern rundlich und chromatinarm. Haufenweise in den Zellen der Zirbel und in der Wand des Sinus liegen Körnchen von braunschwarzem Pigment. Der Plexus chorioideus anterior ist schon

vollständig ausgebildet und hat mehrere mit Zylinderepithel ausgekleidete in ihrer Mitte die Gefässe tragenden Falten und Fortsätze. Nach vorne zu lassen dieselben einen Teil des Hirnventrikels frei, der letzte Rest der Paraphyse, die, abgesehen von einer kleinen flachen Ausbuchtung, nicht mehr nach oben ragt.

Bei der erwachsenen Ringelnatter ist (Fig. 6) im Vergleich mit der Neugeborenen keine grössere Veränderung erfolgt. Die Zirbel behält ungefähr dieselbe Grösse und dieselbe Entfernung von der Hirnoberfläche. Die Pigmentierung und die Verhältnisse zum Sinus sind dieselben wie früher. Die Paraphysisreste sind vielleicht noch weniger als bei den Neugeborenen erkennbar.

Von den Kreuzotterembryonen habe ich eine ziemlich vollständige Serie gesammelt. Ich habe die trächtigen Tiere ungefähr jede Woche zu 2—3 durch Abschneiden des Kopfes getötet, die Eier herausgenommen, die Embryonen vorsichtig herauspräpariert und in Pikrin-Essig-Sublimat fixiert. Herr Prof. Tonkoff, der von mir einen Teil der Embryonen für andere Zwecke erhielt und ihre Köpfe frontal geschnitten hat, war so liebenswürdig, mir den Grad der Augenentwicklung an der Hand seiner Präparate zu bestimmen, wofür ich ihm an dieser Stelle meinen besten Dank ausspreche. Denn meine sagittalen Schnittserien boten grosse Schwierigkeiten für diese Bestimmung. Alle Embryonen sind in natürlicher Grösse photographiert (siehe Fig. Nr. 10). Weiter habe ich einen Kreuzotterembryo von Herrn Dr. Poll, Assistenten des Institutes bekommen, wofür ich ihm hier bestens danke.

Im ganzen hatte ich zehn Embryonen von der Kreuzotter in verschiedenen Entwicklungsstadien, eine neugeborene, eine ein Jahr alte und zwei erwachsene Vipera berus.

Embryo Nr. 1 (der kleinste). An der oberen, resp. vorderen Fläche der Hirnblasen sieht man, wie auf der Fig. 1 wiedergegeben ist, kleine Unebenheiten, kleine Ausbuchtungen an den Übergangsstellen des Vorderhirns in das Zwischenhirn, sowie des letzteren in das Mittelhirn — die ersten Anlagen von der Paraphyse und der Zirbel. — Das Auge ist im Stadium des Bechers. Die Ränder der Chorioidearinne berühren sich beinahe vollständig; es wächst durch dieselbe das Mesoderm. Pigment fehlt noch in der äusseren Lamelle des Augenbechers. Linse vollständig vom Ektoderm abgeschnürt.

Embryo Nr. 2. Die Paraphyse ist grösser geworden und stellt eine zylindrische hohle Ausstülpung der Hirnblase dar. Ihre Achse ist nach vorn gerichtet, an dem stumpfen Ende hat das Gebilde eine kleine kaum hervorragende Ausbuchtung zweiter Ordnung. Die Epiphyse ist verhältnismässig viel kleiner, also weniger in ihrer Entwicklung vorgeschritten als die Paraphyse, was ganz merkwürdig ist. Die Zirbel erreicht nur die Hälfte der Höhe der Paraphyse; ihr Kanal hat eine Erweiterung am blinden Ende. Bei der Basis der Zirbel vorne sieht man eine kleine zweite Ausstülpung, welche sich der Epiphyse so anschliesst, dass ihre hintere Wand kürzer, als die vordere ist und nicht wieder das Hirnniveau erreicht, sondern darüber eine seichte Falte bildend, in die vordere Hypophysiswand übergeht. Bei diesem Embryo hat schon die äussere Lamelle des Augenbechers das Pigment, die innere ist im Vergleich dazu viel dicker.

Embryo No. 3. (Fig. 2.) Die Paraphyse ist ungefähr so gross, wie bei dem Embryo 2, ihre Wand ist überall fast gerunzelt. Hinter derselben sieht man schon eine allmähliche, noch ziemlich seichte Vertiefung der oberen Hirnblasenwand — Velum medullare. Die Epiphyse ist auch etwas grösser, besonders ihr Ende weist schon Bläschenform auf. Die vordere Ausstülpungs-Anlage des Parietalauges, sitzt jetzt direkt an der vorderen Epiphysenwand und ist also durch das Wachstum des letzteren emporgehoben, ohne dabei selbst zu wachsen. Die Commissura posterior ist deutlich wie auch bei Embryo No. 2. Bei Embryo No. 3 ist die äussere Lamelle des Augenbechers stärker pigmentiert, das retinale Blatt besteht aus mehreren Zellreihen, seine Dicke nach der Pupille zu nimmt allmählich ab. Die proximale Wand der Linse ragt in ihre Höhle so stark hinein, dass dieselbe die Form einer engen Rinne angenommen hat.

Embryo No. 4. Die Paraphyse bleibt auch bei diesem auf einem, den früheren ungefähr gleichem, Entwicklungsstadium, ihre hintere Fläche ist mehr gerunzelt, als die vordere. Das Velum bleibt auch ebenso ausgebildet wie bei No. 3. Die Epiphyse ist birnförmig mit einem dünneren Stiel; ihre Wand ist überall gleichmässig dick. Die Höhle ist dementsprechend am Ende auch viel weiter, als wie im Stiel. An der vorderen Wand des Epiphysenstieles sieht man ganz kleine Unebenheiten — die

Spuren der vorderen Ausstülpung. — In der Entwicklung der Augen unterscheidet sich Embryo No. 4 nur wenig von dem No. 3.

Embryo No. 5. (Fig. 3.) Die Wand des Zwischenhirns ist gerunzelt und im ganzen nach unten gewuchert. — Anfang der Bildung des Plexus chorioideus. Von seiner tiefsten Stelle vorne erhebt sich die Paraphyse nach oben und erreicht wieder das Niveau der Hirnoberfläche. Weiter entwickelt sich dieselbe weder in Grösse, noch in Form (Faltelung der Oberfläche). Die Zirbel ist viel solider geworden in ihrem Körper. Der Kanal ist hier kaum weiter als in dem langen Stiel, welcher zwischen der Commissura posterior und der jetzt auch gut ausgebildeten Commissura superior in Trichterform entspringt. Man sieht oben deutlich den weiten Sinus venosus longitudinalis, welchen die Epiphyse mit ihrem Gipfel erreicht. Im Plexus chorioideus, so wie in der ganzen Vertiefung des Zwischenhirndaches finden sich im Mesoderm zahlreiche Gefässlumina. — Im retinalen Blatte des Augenbechers dieses Embryos sieht man die ersten Spuren der Differenzierung, es ist deutlich die innere Kernschicht abgesondert. Es beginnt die Entwicklung der knorpeligen Schädelbasis.

Embryo No. 6. Das Velum medullare hat schon zahlreiche grössere in ihrem Inneren die Gefässe tragenden Falten. Die Paraphyse ist so wie beim Embryo No. 5 gestaltet. Die Epiphyse ist noch etwas grösser an ihrem freien Ende geworden, viele Zellreihen bedecken jetzt das Ende des engen Kanals. Im übrigen zeigt die Zirbel dasselbe Verhalten wie bei No. 5. — Im retinalen Blatte des Augenbechers unterscheidet man ausser der inneren Kernschicht noch zwei weitere Kernschichten.

Embryo No. 7. Die Paraphyse ist hier etwas kleiner, als wie bei dem früheren Stadium, sie ist nach hinten gerichtet und ragt nicht mehr über die Oberfläche des jetzt gut ausgebildeten Plexus chorioideus. Die Epiphyse ist durch einen dünnen langen Stiel mit der Gehirnoberfläche zwischen den beiden Commissuren verbunden. In dem Stiel ist noch ein ganz enger Kanal, welcher in Verbindung mit der Hirnhöhle steht; im birnenförmigen Körper der Epiphyse selbst aber entdeckt man jetzt keine Spur vom Lumen mehr. Dieser Körper kommt oben in eine innige Berührung mit der Wand des weiten Sinus longitudinalis. — Die Differenzierung der Retina ist noch deutlicher; man bemerkt hier zuerst die knöchernen Inseln des Schädeldaches.

Embryo No. 8. Bei diesem ist die Epiphyse noch mehr von der Hirnoberfläche entfernt. Die obere Hälfte ihres Körpers liegt in einer Grube, die von der unteren Wand des Sinus venosus longitudinalis gebildet ist. Der Kanal ist auch in dem dünnen langen Stiel kaum noch zu unterscheiden. Sein Ursprung zwischen den beiden Commissuren, der oberen und hinteren hat eine Trichterform. Die Paraphyse ist klein, ragt kaum über die Oberfläche des Zwischenhirnes. Sie ist vielleicht etwas mehr gefaltet, als bei dem Embryo No. 7.

Bei dem mir von Dr. Poll gegebenen Embryo entsprachen die Verhältnisse einem Zwischenstadium in der Entwicklung der Embryonen No. 7 und 8. Die Epiphyse war schon ziemlich von der Hirnoberfläche entfernt und zum Sinus long. vorgerückt.

Embryo No. 9. Die Paraphyse ist an dem vorderen Teile des Zwischenhirndaches kaum zu unterscheiden. Der gut ausgebildete Plexus chorioideus trägt viele Gefässzotten. Die Paraphyse enthält eine geräumige Höhle, zu der von oben keine Gefässe kommen, und deren obere Wand kleine Unebenheiten in Form von Ausstülpungen hat. Die Stelle zwischen der Commissura posterior und superior erhebt sich nach oben und verdünnt sich trichterförmig in einen fadigen Stiel. Die angrenzenden Teile der beiden Commissuren nehmen Anteil in der Bildung dieses Trichters. Bald aber verliert man jede Spur von diesem Stiel. Auch war es mir nicht möglich an der Schnittserie durch diesen Embryo einen Epiphysenkörper nachzuweisen, ohne dass ich im Stande wäre eine Erklärung hierfür anzugeben.

Embryo No. 10. Bei diesem findet man die Epiphyse wieder. Ihr Körper ist klein, nicht grösser, als in den früheren nächsten Stadien (No. 7 und 8). Er befindet sich in einer besonderen von der äusseren Wand des Sinus logitud. gebildeten trichterförmigen Höhle mit der nach unten gewendeten Spitze des Trichters. Einige Bindegewebsfasern von der Wand dieser Höhle gehen nach unten und bilden eine Verbindung mit der gegenüberliegenden Spitze des anderen Trichters, welcher auch einige Fäserchen nach oben sendet. Die zweite untere Hervorhebung ist von den beiden Commissuren wie früher gebildet, eine andere Verbindung scheint nicht zu existieren. Der nervöse Charakter des Stieles ist sehr zweifelhaft. Die Epiphyse selbst stellt einen Haufen von locker verbundenen Zellen dar. Die Paraphyse hat

genau dasselbe Aussehen wie bei den früheren Stadien. Die Falten des Plexus chorioideus sind etwas grösser und mehr verzweigt.

Bei der neugeborenen Kreuzotter liegt die Hirnoberfläche näher am jetzt knöchernen Schädeldache und darum ist der Stiel von der Epiphyse etwas kürzer. Der Körper dieses Gebildes ist von zusammengedrückter Birnform und befindet sich in einer Tasche, die von der unteren Wand des Sinus longit. gebildet wird. Die ziemlich nahe aneinander gelegenen Zellen sind stellenweise durch spärliche Kapillaren getrennt. Die Zellen enthalten, sowie im Körper der Zirbel, auch in dem hier ziemlich dicken Stiele dunkelbraunes Pigment, welches in Körnern und grösseren Schollen stellenweise zerstreut da liegt. Die Paraphyse ist nur als ein Bezirk am vorderen Teile des Zwischenhirns, der von der Bildung der Gefässtragenden Zotten frei geblieben ist, gekennzeichnet.

Beim 1 Jahr alten Exemplar findet man keine Unterschiede in den Verhältnissen der Paraphyse im Vergleich zu denen bei der neugeborenen Otter. Der Plexus chorioideus ist aber hier noch mächtiger entwickelt und mit weiten Kapillaren versehen. Die Epiphyse liegt als ein kugeliges Gebilde in der von der unteren Wand des Sinus longit. gebildeten Tasche. Vom Lumen des Sinus trennt die Epiphyse nur eine ganz dünne Lage der Bindegwebsfasern, von Endothel bedekt. Die übrigen Teile der Wand, — die Media mit ihren Muskelelementen und die Adventitia machen einen Umweg, die Epiphyse von unten bedeckend. Es ziehen wieder etliche Zellen und Fasern von hier nach unten zu einer trichterförmigen Hervorhebung der Grenzstelle von beiden Commissuren hin — der letzte Rest vom früheren Stiel. Die Wand des Sinus unten, sowie oben ist pigmentiert, besonders in der äusseren Schicht. Die Zellen der Epiphyse enthalten beinahe kein Pigment und haben polygonale Form. Die Gruppen von Zellen sind durch Kapillaren getrennt, die Kerne sind rund, chromatinarm, mit zwei bis drei Kernkörperchen, Protoplasma fein granuliert.

Von erwachsenen Tieren habe ich zwei Exemplare untersucht. Bei dem kleineren ist auch die Epiphyse dem Grössenverhältnis entsprechend, auch etwas kleiner. (Fig. 7). Sie liegt in der Wand des Sinus in Form eines länglich ovalen Körpers. Ihre Längsachse ist nicht ganz horizontal, sondern etwas geneigt.

Letzteres ist durch die trichterförmige Ausbuchtung des Sinus bedingt, wegen des Abganges eines grösseren Astes, der sich nach dem Plexus chorioideus zu zieht. Die Commissuren haben dasselbe Aussehen, wie bei den früheren Stadien. In der Richtung von der Grenzstelle der beiden Commissuren zur Epiphyse sieht man einige längliche Zellen und Fäserchen, ein echter Stiel oder Nerv ist nicht zu sehen. Die Paraphyse, als ein Auswuchs ist auch nicht erkennbar. (Fig. 8). Bei dem anderen Exemplar ist die Epiphyse etwas grösser, aber auch flacher. Die Pigmentierung erstreckt sich hier nicht, wie beim ersten Exemplar auf die Zellen der Epiphyse, sondern bleibt auf die Wände des Sinus beschränkt. Das bindegewebige Stroma, welches man überhaupt zuerst beim erwachsenen Tiere den Kapillaren entlang findet, ist bei dem zweiten Exemplar besser entwickelt, doch überhaupt spärlich.

Zum Schluss will ich jetzt noch die Ergebnisse aus meiner Arbeit ziehen. Die Entwicklung der studierten Hirnanhänge verläuft bei der Ringelnatter typischer, — die Epiphyse entwickelt sich bei ihr viel früher, als die Paraphyse. Bei der Kreuzotter ist es merkwürdiger Weise, trotz der so nahen Verwandtschaft der beiden Spezies gerade umgekehrt. Von der Bedeutung der Paraphyse kann ich natürlich an meinem kleinen Material keine eigene Meinung bilden. Ich kann auch nicht mich ohne weiteres der Ansicht von Gaupp, der die Paraphyse für einen extraventrikulär gelegenen Plexus chorioideus hält, anschliessen. Die Paraphyse gerade bei den untersuchten Arten ist sehr arm an Falten und Gefässen und bald verliert sie (zur Zeit der Geburt) die letzten Falten vollständig.

Das Parietalauge oder Scheitelorgan fehlt bei beiden Tieren in späteren Entwicklungsstadien gänzlich; auch findet man nichts, was diese Bildung begleitet, wie z. B. ein Schädelloch — Foramen parietale oder einen hellen Fleck auf der entsprechenden Stelle des häutigen Schädelüberzugs. Wenn man dagegen die ersten Entwicklungsstadien und zwar die früher beschriebene vordere kleine Ausstülpung am Zirbelschlauche in Betracht zieht, so kann dieselbe wohl nichts anderes sein, als die Anlage des Scheitelorgans; allerdings verkümmert dieses schon auf sehr frühen Stadien vollständig. Auch schnürt sich vom Zirbelschlauche kein Bläschen, welches später zum Parietalorgane aus-

wachsen könnte, ab. Ob die genannte Ausstülpung gleichwertig mit dem Zirbelschlauche ist, oder eine Bildung zweiter Ordnung, ist wie in manchen anderen Fällen schwer zu entscheiden. In frühesten Stadien erscheint die erste Vorstellung plausibler, — die Ausbuchtungen sind beinahe gleich gross und von einer kleinen Falte der Wand des Hirnventrikels getrennt. Bald aber verändern sich die Verhältnisse. Die Epiphyse fängt schnell zu wachsen an, die vordere Ausstülpung bleibt aber auf derselben Stufe stehen und wird einfach im Ganzen nach oben von der Epiphyse gezogen. Jetzt sieht sie wie etwas Untergeordnetes aus.

Am besten ist von allen drei oberen Hirnanhängen bei den untersuchten Schlangen die Epiphyse entwickelt. Ein kleines Säckchen im Anfang, wächst sie immer in die Höhe, es bildet sich bald bei ihr eine kolbige Auftreibung des freien Endes. Die Wand in dieser Auftreibung wird durch Vermehrung der Zellagen immer dicker, während sie in übrigen Teilen im Stiel, aus einer doppelten Reihe von Zellen wie früher besteht, ja sogar mit der Zeit noch dünner wird. Der Körper der Epiphyse — die genannte Auftreibung, wird schliesslich ganz solide, so schon bei dem Embryo No. 7 der Kreuzotter findet man in diesem Körper keine Spur von der ursprünglichen Höhle. Im Stiel kann man noch bei demselben Embryo den Kanal verfolgen. Der Körper besteht jetzt aus mehr oder weniger dicht aneinander gedrängten Zellen, die keine besondere Ordnung in ihrer Lage zeigen. Man könnte ihre unregelmässigen Reihen als gewundene Kolonnen, die voneinander durch die Kapillaren getrennt sind, bezeichnen. Es liegt darum nahe, die Epiphyse ihrem Bau nach den sogenannten Blutdrüsen, wie z. B. Gl. parathyreo idea an die Seite zu stellen. Was für eine Funktion die Zirbel hat, ist ja überhaupt dunkel; mit dem Empfinden von Licht scheint sie doch nichts zu tun zu haben, ebenso steht es auch mit der Wärmeempfindung. Stellenweise ist im Körper in Haufen ein braunschwarzes Pigment zerstreut; es lokalisiert sich im Epithel, sowie scheinbar auch in den spärlichen Bindegewebszellen; doch hat das Epithel nicht den Charakter von Pigmentepithel. Beziehungen zum Blute existieren und sogar sehr innige. Dagegen mit dem Gehirn ist der Zusammenhang beinahe vollständig verloren gegangen. Es ist da kein Nerv, wie es bei anderen Rep-

tilien vorkommt und sogar bei Schlangen gefunden wurde; an meinen Präparaten ziehen sich nur einige Zellen und Fäserchen von der Hirnoberfläche in der Richtung der Epiphyse, erreichen dieselbe aber nicht. Vom früheren Kanal ist keine Spur mehr vorhanden.

Von den Literaturangaben über die Schlangen findet man bei Gaupp die beste Zusammenstellung, ich habe keine diesbezüglichen Arbeiten aus späterer Zeit gefunden, und manche von Gaupp angeführten Veröffentlichungen waren mir unzugänglich. Darum gestatte ich mir einfach auf den entsprechenden Artikel im Gauppschen Werke hinzuweisen.

Zuletzt mache ich noch auf eine bei Gaupp nicht angeführte Arbeit von Lussana aufmerksam; dieser Forscher fand bei Boa eine gut entwickelte Zirbel (une glande pinéale bien développée).

Am Schlusse möchte ich Herrn Geheimrat Prof. Dr. O. Hertwig wie für das Thema, so auch für die Unterstützung während der Arbeit, ebenso Herrn Prof. Dr. R. Krause für die freundliche Unterstützung meinen wärmsten Dank aussprechen.

Literaturverzeichnis.

(Ich führe hier nur die wichtigsten von mir studierten Arbeiten an, die beste Literaturzusammenstellung findet sich bei Gaupp.)

Francotte, P.: Recherches sur le développement de l'épiphyse. Archives de Biologie, 1888, p. 757.

Gaupp, E.: Zirbel, Parietalorgan und Paraphysis. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgesch., Bd. VII, 1897, S. 208.

Hoffmann: Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Morphol. Jahrbuch, Bd. XI, S. 192.

Idem: Note sur l'œil parietal, l'épiphyse, la paraphyse. Bulletins de l'Acad. de Bruxelles Ser. III, T. 27, 1894, p. 84.

Derselbe: Zirbel und Jacobsohnsche Organe einiger Reptilien. Arch. f. mikrosk. Anat. 1897, Bd. 50, S. 385.

Leydig, J.: Über die einheimischen Schlangen. Abhandl. d. Senckenbergischen Nat.-forsch. Gesellsch. 1883, Bd. XIII, S. 167—221.

Lussana: Sur le cerveau du boa. Archives ital. de biologie 1883, T. IV, p. 283.

Studnička: Zur Anatomie der sog. Paraphyse des Wirbeltiergehirns. Sitzber. der Kgl. böhm. d. Wissensch. Math.-nat.-wiss. Kl. 1895.

Erklärung der Abbildungen auf der Tafel XVIII.

Die sämtlichen Figuren (8) sind von den Präparaten meist mit Hilfe des Zeichenapparates von Abbé-Zeiss abgezeichnet und zwar die Fig. 1—7 bei Ok. 3, Ob. AA, die Fig. 8 bei Ok. 5, Ob. DD.

Gemeinsame Bezeichnungen für alle Bilder: E. = Epiphyse; P. = Paraphyse; Cs., Cp. = Commissura superior, posterior; Pch. = Plexus chorioideus; Sl. = Sinus venosus longitudinalis durae matris; V. = Velum transversum.

Fig. 1. Kreuzotterembryo Nr. 1. Man sieht die ersten Anfänge von Para- und Epiphysenbildung.

Fig. 2. Kreuzotterembryo Nr. 3. Grössere Paraphysen-, kleinere Epiphysenausstülpung; die letztere trägt vorn eine kleinere Ausstülpung zweiter Ordnung.

Fig. 3. Kreuzotterembryo Nr. 5. Paraphyse ist wenig bemerkbar, Epiphyse als eine dicke Kolbe weit vom Gehirn entfernt und innig mit der Sinuswand resp. der harten Hirnhaut verbunden.

Fig. 4. Ringelnatterembryo Nr. 7. Ziemlich grosse Paraphyse, Epiphyse etwas weniger, als auf der Fig. 3 abgebildete, entwickelt.

Fig. 5. Ringelnatter neugeboren. Paraphyse stellt keine Ausstülpung mehr dar. Epiphyse ist gross, pigmentiert mit dem Sinus verbunden.

Fig. 6. Ringelnatter erwachsen.

Fig. 7. Kreuzotter erwachsen.

Fig. 8. Epiphyse von neugeborener Ringelnatter bei starker Vergrösserung. Pigmentation der Sinuswand und der Epiphyse.

Fig. 9. Photogramme von Ringelnatterembryonen in doppelter Grösse.

Fig. 10. Dieselbe von Kreuzotterembryonen in natürlicher Grösse.

Über Bau und Entwicklung der Spermien von Rana fusca.

Von

Professor Dr. **Ivar Broman**, Lund.

Hierzu Tafel XIX, XX und 4 Textfiguren.

Einleitung.

Die diesem Aufsatz zu Grunde liegenden Untersuchungen wurden grösstenteils schon vor 6 Jahren ausgeführt. Das hierzu benutzte Material war indessen in einer etwas späten Jahreszeit (September und Oktober) konserviert worden, und zeigte daher aus den allerersten Entwickelungsstadien nur eine relativ geringe Zahl von Spermatiden, und an diesen war das Verhalten des Idiozoms nicht gut zu beobachten. Obgleich ich nun im übrigen die Umwandlung der Spermatiden in Spermien klarstellen konnte, und obgleich hier keine wichtigere Abweichungen des Idiozoms zu erwarten waren, verschob ich die ausführliche Publikation meiner Ergebnisse in der Absicht, dieselben in einem folgenden Jahre durch Untersuchung von Juli- und August-Material zu vervollständigen.

Indessen wurde ich durch andere Aufgaben verhindert, dieses Thema weiter zn behandeln, und beschränkte mich daher darauf, den Bau der reifen Spermien von drei Ranaarten und von einigen anderen Amphibien in einem schwedischen Aufsatz (Broman 1900: 2) und die wichtigsten Züge der Spermiogenese bei Rana fusca in einer kurzen Figurenerklärung (Broman 1901: 1) vorläufig mitzuteilen.

Diese Angaben, ebenso wie die dazu gehörenden Textfiguren, wurden von Meves (1902) in seinem bekannten kritischen Referat „Struktur und Histogenese der Spermien“ fast in extenso wiedergegeben. Ich hielt es daher nicht mehr für nötig, meine schwedisch geschriebene Arbeit in Deutsch erscheinen zu lassen.

Auf die ausführlichere Schilderung der Rana-Spermiogenese war es nun meine Absicht zu verzichten, bis ich Gelegenheit gehabt hätte, die Spermiogenese mehrerer Batrachier komparativ zu untersuchen.

Indessen ist neulich eine Arbeit von Retzius (1906) über den Bau der Amphibienspermien erschienen, welche zwar in den meisten Punkten meine Beobachtungen über die Ranaspermien bestätigt, in einigen Punkten aber zu wesentlich anderen Resultaten kommt. Diese Divergenz bildet nun für mich die Veranlassung, meine alten Beobachtungen sofort zu veröffentlichen. Ich glaube nämlich durch die Beschreibung der Spermiogenese bei Rana fusca beweisen zu können, dass die von mir gegebene Schilderung über den Bau der reifen Ranaspermien in allen Punkten richtig ist.

Betreffs des Baues der reifen Spermien bei den anderen von mir untersuchten Batrachiern (Bufo, Hyla, Bombinator und Pelobates) hat Retzius

(1906) ebenfalls im allgemeinen meine Befunde bestätigen können. In einigen wichtigen Punkten (speziell betreffs der Spermien von Hyla, Bufo und Pelobates) weichen indessen auch hier die Beobachtungen dieses Autors beträchtlich von den meinigen ab. Wer von uns hier im Unrecht ist, müssen kommende Nachuntersuchungen lehren, welche die Entwickelung der betreffenden Spermien genau verfolgen. Dieses ist aber — meiner Erfahrung nach — nur an Hodenschnittpräparationen möglich. Die in Ausstrichspräparaten sichtbaren Entwickelungsstadien der Spermien haben — glaube ich —, wenn sie allein dafür benutzt werden, für ein genaues Studium der Spermiogenese nicht viel Wert.

I. Ueber den Bau der Rana-Spermien.

Frühere Untersuchungen.

Die Spermien des Frosches wurden schon von Leeuwenhoek (1687) beschrieben und abgebildet (vgl. Textfig. 1—3) und zwar „als geschlängelte Tierchen mit einem dicken Vorderteil und spitzen Schwanz.“ [1]) Etwa 100 Jahre später wurden sie aber von

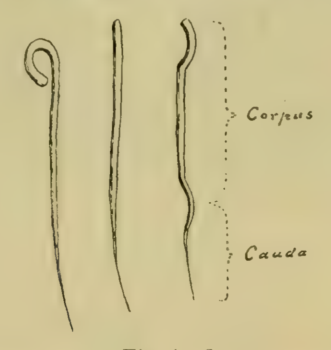


Fig. 1—3.
(Nach Leeuwenhoek, 1687.)
Froschspermien. Fig. 1 (mit umgebogenem Kopfe) und Fig. 2 (gestreckt) tot; Fig. 3 lebend.

Gleichen (1788) als schwanzlose Bildungen abgebildet. Auch Treviranus (1816) konnte an den Froschspermien keinen Schwanz unterscheiden (vgl. Textfig. 4: 1) und behauptet daher, Leeuwenhoek habe sich diese Spermien „nach seiner Phantasie vorgestellt.“

Prévost und Dumas (1824) bilden sie wieder als mit Kopf und Schwanz versehene Bildungen ab (Textfig. 4: 2). Die

[1]) Cit. nach Treviranus (1816).

betreffenden Bilder stimmen aber gar nicht mit den von Leeuwenhoek gegebenen überein; und ich finde es glaubhaft, dass auch diese Autoren den wahren Schwanz der Froschspermien nicht gesehen haben. Noch 1833 bildet Czermak die Froschspermien als schwanzlose Bildungen ab (Textfig. 4: 3).

Erst im Jahre 1847 wurde der Schwanz der Froschspermien wieder und zwar von Kölliker entdeckt. Dieser Autor bildet die Spermien von Rana temporaria (= fusca) als aus einem recht langen, nach vorn zugespitzten Kopf und einem sehr feinen Schwanzfaden bestehend ab. Der letztgenannte war — bei noch

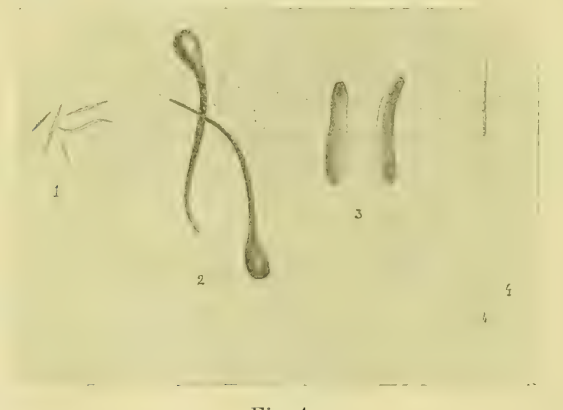


Fig. 4.
Froschspermien:
1. nach Treviranus (1816)
2. „ Prévost und Dumas (1824)
3. „ Czermak (1833)
4. „ Kölliker (1847).

nicht ganz reifen Spermien — nahe an dem freien Ende mit einem kleinen Knötchen versehen (Textfig. 4: 4).

Wagner und Leuckart (1852) und Ecker (1851—59) bilden die Spermien desselben Tieres in etwa ähnlicher Weise ab, jedoch ohne Schwanzknötchen und mit weniger spitzem Kopfe.

Remak (1854) hebt indessen die oben erwähnten Schwanzknötchen als den reifen Spermien von Rana temporaria regelmässig zukommende Bildungen hervor. Diese Körnchen zeigten sehr lebhafte Formveränderungen „wie eine Amoeba“ und wurden von Remak als ein Analogon zu der undulierenden Membran der Salamanderspermien betrachtet.

Die Spermien von Rana esculenta wurden von Schweigger-Seidel (1865) abgebildet und als mit einem vorn stumpf abgerundeten Kopf, einem kurzen, dicken Mittelstück und einem dünnen Schwanzfaden versehenen Bildungen beschrieben.

Dass die Spermien von Rana esculenta denjenigen von Rana fusca (= temporaria) sehr unähnlich sind, wird besonders von Leydig (1877) hervorgehoben. Nach diesem Autor ist der Spermienkopf bei Rana esculenta walzenförmig, abgestutzt und etwa doppelt kürzer als der schmalen, vorn scharf zugespitzten Spermienkopf bei Rana fusca. Beiden sollte ein Mittelstück ganz fehlen. Den Schwanzfaden der betreffenden Spermien bildet er als einen einfachen Faden ab; jedoch hält er „das Vorhandensein einer undulierenden Membran für sehr wahrscheinlich.“ — Die Spermien von Rana arvalis sind nach Leydig denen von R. esculenta sehr ähnlich und differieren also sehr von den Spermien der Rana fusca; eine Beobachtung, welche später von Pflüger und Smith (1883) und Born (1883) bestätigt wurde und bekanntlich für die Frage nach der Artberechtigung der Rana arvalis vor allem bestimmend gewesen ist.

v. la Valette St. George (1886) entdeckte am vorderen Kopfende der Spermien von Rana esculenta ein kleines Knöpfchen. Im übrigen bestätigen seine Angaben die Richtigkeit der von Schweigger-Seidel (1865) gegebenen Beschreibung über diese Spermien. Von dem von Leydig vermuteten Flimmersaume am Schwanzfaden war keine Spur zu sehen.

Bei den Spermien von Rana fusca wurde das wahre Mittelstück zuerst von v. la Valette St. George (1876) erkannt. (Die von Neumann (1875) unter dem Namen „Mittelstück“ beschriebene Partie dieser Spermien ist offenbar mit dem Kopfe identisch. Das von Neumann als Kopf beschriebene Spitzchen muss ein Kunstprodukt gewesen sein). Später ist die Existenz des Mittelstückes bei diesen Spermien von Bertacchini (1891), mir (Broman, 1900: 2) und Retzius (1906) bestätigt worden.

Bertacchini (1891) bildet dasselbe indessen allzu kurz (etwa sechs mal kürzer als den Kopf) ab. Offenbar hat dieser Autor die hintere Grenze desselben, welche, wie schon v. la Valette

St. George hervorgehoben hat, von der nackten Schwanzfadenpartie schwer abzugrenzen ist, nicht unterscheiden können.

Selbst habe ich (Broman 1900: 2) bei diesen Spermien immer das Mittelstück (= Retzius' „Verbindungsstück“) etwa halb so lang wie den Kopf gefunden. Bisweilen ist es sogar länger als die halbe Kopflänge, bisweilen aber auch ein wenig kürzer (vgl. Fig. 19—22). Betreffs des feineren Baues des Mittelstückes konnte ich feststellen, dass der eigentliche Schwanzfaden sich in dem Inneren des Mittelstückes unverdickt noch vorn zum Kopfe fortsetzte (vgl. Fig. 16—18) und dass die betreffende Verdickung des Schwanzes durch eine die vordere Schwanzfadenpartie umgebende körnige Hülle hervorgerufen wurde (Fig. 16). In dieser Körnchenhülle, welche kaudalwärts allmählich dünner wurde, konnte ich keine spiralige Anordnung der Körnchen beobachten.

An der Grenze zwischen Mittelstück und Kopfe fand ich zwei grössere unter sich eng verbundene, hinter einander gelegene Körner (Fig. 16—18), welche die Verbindung des Schwanzfadens mit dem Kopfe vermittelten. Durch spermiogenetische Untersuchung konnte ich auch feststellen, dass diese Körner beide Centriolderivate sind, und zwar dass das vordere Korn den vergrösserten proximalen Centriol (= Zentralkörper) und das hintere Korn einen Teil des (ebenfalls vergrösserten) distalen Centriols darstellt. (Vgl. Fig. 1—16.)

An der einen Seite des vorderen Kopfendes fand ich eine von früheren Untersuchern nicht gesehene, mit Gentianaviolett stark färbbare, stabförmige Bildung, welche ich als den Spiess (= das Perforatorium) dieser Spermien (Fig. 16, 19—21) beschrieb.

Meine oben erwähnten Beobachtungen über den Spiess und die Körnchenhülle dieser Spermien sind neulich von Retzius (1906) bestätigt worden. Dagegen hat dieser Autor meine Beobachtungen über die Centriolderivate [= das Halsstück im Sinne Waldeyers (1901)] und die vordere Schwanzfadenpartie nicht bestätigen können. Er zeichnet die Centriolderivate als zwei nebeneinander gelegene, gleichgrosse Körnchen ab, welche die Verbindung je eines Schwanzfadens mit dem Kopfe vermitteln. Die betreffenden beiden Schwanzfäden, welche in den peripheren Partien des Verbindungsstückes gezeichnet sind (vgl. Retzius (1906) Taf. 23, Fig. 1), sollten sich in der

kaudalen Partie desselben zu einem einfachen Schwanzfaden verbinden.

Hervorzuheben ist, dass Retzius die betreffenden Spermien, welche offenbar von Rana fusca herstammen, auf einer mit dem Namen Rana esculenta L. bezeichneten Tafel abbildet. Die betreffenden Tiere hatte Retzius von einem Tierhändler unter dem Namen R. esculenta bekommen; er hält es aber für möglich, dass dieser Name unrichtig ist. Ich hebe dieses speziell hervor um weitere Verwechselungen von den so verschiedenen Spermien dieser beiden Ranaarten vorzubeugen. Sogar Retzius hat offenbar diese Verschiedenheit nicht genügend beachtet. Denn er ist der Ansicht, dass man die Spermien der einen Rana-Art als Typus des Genus Rana überhaupt aufstellen kann; und er kritisiert die — meiner Meinung nach — sehr gute Beschreibung Schweigger-Seidels (1865) über den Bau der Spermien von Rana esculenta, weil diese Beschreibung mit der von Kölliker (1847) gegebenen Schilderung über den Bau der Spermien von Rana fusca nicht übereinstimmt!

In dem kurzen, dicken Mittelstück der Spermien von Rana esculenta fand Benda (1898) eine aus Mitochondrien gebildete Spiralhülle; eine Beobachtung, welche ich (Broman 1900:2) bestätigen konnte. Ich fand die betreffende Spiralhülle bei diesen Spermien besonders kurz, nur 2—3 Spiraltouren um die zentrale Mittelstückpartie (= Schwanzfaden und Centriolderivate) bildend. Nach Benda (1903) kann aber die Spirale auch etwas länger werden. Hinsichtlich des feineren Baues der analogen Hülle bei den Spermien von Rana fusca, scheint Benda (1903) nicht gern glauben zu wollen, dass eine Spirale hier in der Tat fehlen sollte. Dieser Autor scheint eher annehmen zu wollen, dass das Fehlen einer Spirale bei diesen Spermien „Symptom einer Degeneration oder unterbrochenen Reifung“ des betreffenden Materials sein könnte.

Neue eigene Untersuchungen.

Der feinere Bau der Rana fusca-Spermien ist nicht gerade leicht zu eruieren, denn diese Spermien sind recht wenig resistent und werden daher in gewöhnlichen Trockenpräparaten und bei gewissen Färbungen (ohne vorhergehende Fixierung) sehr stark — und zwar im allgemeinen nicht besonders instruktiv — ver-

ändert, ja unter Umständen sogar fast vollständig zerstört. Andererseits pflegen Ausstrichspräparate, welche ohne Eintrocknung fixiert und nachher gefärbt wurden, nur die Form der Spermien, nicht aber den wahren feineren Bau derselben gut hervorheben. — Nur durch das von mir früher (Broman, 1900: 1, p. 135) angegebene Gentianaviolett-Eintrocknungs-Verfahren ist es mir bisher gelungen, von reifen Spermien Präparate zu bekommen, welche die feinere Struktur der Spermien regelmässig zeigen.

Bau der Spermien von Rana fusca.

Die reifen Spermien von Rana fusca haben eine Totallänge von etwas mehr als 0,1 mm. Der Kopf ist gewöhnlich etwa 45 μ, der Schwanz etwa 60 μ lang. Die mit einer Körnchenhülle versehene, vordere Schwanzpartie, das Mittelstück oder Verbindungsstück, hat eine Länge von etwa 20 μ. — Die Dicke des Kopfes beträgt, wie schon Pflüger (1883) richtig angegeben hat, etwa 1 μ.

Dagegen ist Pflügers (1883), neulich von Gaupp (1904) zitierte, Angabe über die normale Kopflänge dieser Spermien (51—60 μ) unrichtig. Offenbar hat Pflüger (ebenso wie Leydig, 1877) die wahre hintere Kopfgrenze nicht gesehen, sondern die dickere Partie des Verbindungsstückes zu dem Kopfe mitgerechnet.

Wenn die Spermien in einer indifferenten Flüssigkeit (z. B. Humor aqueus aus den Augen desselben Tieres) lebend untersucht werden, findet man sie anfangs im allgemeinen ruhig liegend. Sie haben dann meistens die in Fig. 21 wiedergegebene Form.

Der Kopf ist in seiner vorderen Partie leicht seitwärts gebogen. Oft vermehrt sich diese Biegung relativ stark (wie in Fig. 22) oder betrifft dem ganzen Kopfe (wie in Fig. 24). — Sowohl die vordere wie noch mehr die hintere Grenze des Verbindungsstückes sind nur mit grosser Schwierigkeit zu erkennen (vergl. Fig. 22); einen spiraligen Bau desselben konnte ich an lebenden Spermien nie unterscheiden. Bei diesen sind auch weder der Spiess, die Centriolkörner noch die in dem Verbindungsstück verlaufende Schwanzfadenpartie zu erkennen.

Wenn man in einem solchen Präparat (von Sperma mit Humor aqueus verdünnt) umhersucht, findet man bald einzelne Spermien, welche angefangen haben, sich zu bewegen. Lebhafte, schlangenähnliche Bewegungen werden indessen nur von dem

Verbindungsstück des Schwanzes ausgeführt. Die hintere nackte Schwanzfadenpartie führt nur wenig lebhafte und wohl schwächere Bewegungen (mit grösseren Wellen) aus. Der Kopf bewegt sich nur passiv entweder nach vorne oder um seine Achse rotierend oder beides.

Wenn zu einem solchen Präparat Wasser gesetzt wird, wird das früher relativ ruhige Präparat mit einmal wie durch einen Zauberschlag verändert. Alle Spermien geraten dann in heftigste Bewegung. In den Cytoplasmaballen, welche teilweise frei im Präparate liegen (Fig. 23), teilweise an Spermien adhärieren (Fig. 22), fangen die eingeschlossenen Körnchen lebhafte, tanzende rotierende Bewegungen (sog. „Brownsche Molekularbewegungen") an, welche unter Umständen Flimmersaumbewegungen simulieren können.

Die Spermienköpfe führen jetzt nicht nur passive sondern auch aktive Bewegungen aus, indem sie sich oft wellenförmig (in 2—4 langen Wellen) biegen (Fig. 19) und wieder strecken.

Die meisten Spermien scheinen indessen bald an Objektträger und Deckglas zu adhärieren („Thigmotaxis", Massart, 1888) und können dann also trotz lebhafter Bewegungen nicht mehr vorwärts kommen, wenn sie nicht durch äussere Einflüsse wieder losgemacht werden.

Ich finde es wahrscheinlich, dass es besonders die vorderste Kopfpartie ist, welche diese Befestigung der Spermie vermittelt; denn wenn man ein eintrocknendes Ausstrichspräparat mit einem Glasstabende hin und her (im Sperma) streicht, bekommt man oft zehnfach in die Länge ausgezogene Spermienköpfe, deren vorderstes Ende fast unverändert ist und offenbar stärker als die übrige Partie der Spermie am Deckglas adhärent gewesen ist (vergl. Fig. 29).

Krankhaft veränderte oder abgestorbene Froschspermien sollten nach Massart (1888) keine Thigmotaxis mehr zeigen. Diese Angabe ist aber — glaube ich — so zu modifizieren, dass solche Spermien, wenn sie durch äussere Einflüsse losgemacht werden, sich nicht wieder am Deckglase aktiv befestigen können. Die vital eingetretene Adhäsion der Spermien wird nämlich beim Absterben derselben im allgemeinen nicht aufgehoben.

Wenn die Einwirkung des Wassers längere Zeit (z. B. 2—4 Stunden) gedauert hat, wird die von denselben ausgeübte Reiz-

wirkung auf die Spermienköpfe offenbar noch grösser. Wenn diese nicht am Deckglase adhärent sind, rollen sie sich dann uhrfederähnlich ein (Fig. 30) oder biegen sich ösenartig nach hinten um (Fig. 31)[1]).

Trotz dieser starken Veränderungen der Kopfform, welche — soviel ich bisher habe finden können — bis zum Absterben der Spermien unverändert persistieren, setzen die betreffenden Spermien noch lange fort, lebhaft umherzuschwimmen.

Diese krampfartigen Veränderungen der Kopfform finde ich in mehr als einer Beziehung interessant. Es liegt nämlich einerseits auf der Hand, dass so veränderte Spermien, obgleich sie noch mehrere Stunden umherschwimmen können, aller Wahrscheinlichkeit nach nicht mehr befruchtungsfähig sind. — Und andererseits finde ich es verdächtig, dass solche oder ähnliche Spermienformen zu unrichtigen Deutungen Anlass gegeben haben, und zwar, dass sie als normale Entwicklungsformen der Spermien betrachtet worden sind (vergl. z. B. die von v. la Valette St. George (1876) abgebildeten „Entwicklungsformen" der Bufo-Spermien! l. c. Taf. XXXV, Fig. 57—60).

Wenn man ein mit Humor aqueus verdünntes Ausstrichspräparat ohne vorherige Eintrocknung oder Fixierung mit Gentianaviolett färbt, sterben die Spermien gleichzeitig mit der Färbung schnell ab. Sie färben sich zuerst fast gleichmässig und zwar ohne eine Formveränderung zu erleiden.

In solchen Präparaten kann man indessen bald konstatieren, dass die periphere Kopfpartie stärker als die zentrale gefärbt worden ist (Fig. 25a). Ob dieser Unterschied davon abhängt, dass die periphere Kopfpartie kompakter ist als die zentrale ist, oder nur davon, dass die zentrale Kopfpartie angefangen hat zu quellen, oder die Farbe wieder abzugeben, ist schwer abzumachen. Vielleicht wäre hier auch an einer beginnenden, durch chemische Prozesse veranlassten Entfärbung zu denken.

Wenn man nun recht viel Wasser zu dem Präparate zusetzt und dasselbe bei gewöhnlicher Zimmertemperatur eintrocknen lässt, quillt der Kopf im allgemeinen mehr oder weniger stark auf und verliert bald fast vollständig die Farbe. Nur in der

[1]) Schon Leeuwenhoek (1687) hat dieses Phenomen beobachtet und dasselbe als ein Absterbungszeichen gedeutet (vergl. Textfig. 1). — Bei Rana esculenta beschreibt Ankermann (1857) ein ähnliches Phenomen.

vordersten Kopfpartie (etwa dem vordersten Kopfzehntel) behält eine früher nicht unterscheidbare, kurze stabförmige Bildung die Farbe. Dieser Stab, welcher konstant an der einen Seite (und zwar an der konkaven) des Kopfes liegt, stellt den von mir früher beschriebenen Spiess (das Perforatorium) dieser Spermien dar.

Dieser Spiess kann schon 4—5 Stunden nach der Färbung, wenn das Präparat noch nicht vollständig eingetrocknet ist und die Spermienköpfe noch keine Quellung zeigen, sichtbar werden. Zu dieser Zeit pflegt dagegen das Verbindungsstück noch so stark und gleichmässig gefärbt zu sein, dass der feinere Bau desselben noch nicht zu erkennen ist.

Setzt man zu einem solchen Präparat noch einmal Wasser zu und lässt dasselbe bis zum folgenden Tag in Zimmertemperatur eintrocknen, so findet man darin im allgemeinen eine grosse Menge Spermien, deren Verbindungsstück grösstenteils entfärbt worden ist. Die periphere Partie desselben bildet eine aus Körnchen bestehende Hülle, die von mir früher beschriebene Körnchenhülle, in deren Mitte sich der nackte Schwanzfaden als ein deutlich einfacher Faden bis zum Halsstücke (im Sinne Waldeyers, 1901) hinauf fortsetzt.

Unter Umständen ist die Körnchenhülle vollständig zerstört worden (Fig. 18). Man sieht dann deutlich, dass die früher von der Körnchenhülle umgebene Schwanzfadenpartie dieselbe Dicke wie der ursprünglich nackte Schwanzfadenteil besitzt und dass die Verbindung des Schwanzfadens mit dem Kopfe durch zwei miteinander eng verbundene, etwas ungleich grosse Körner (vergl. Fig. 18 u. 21) vermittelt wird. Diese Körner stellen die von mir (Broman, 1900: 2, 1901: 1) früher beschriebenen Centriolderivate dieser Spermien dar und sind also als Halsstück im Sinne Waldeyers (1901) zu bezeichnen.

Das vordere, grössere Centriolkorn, welches, wie die Spermiogenese lehrt, in das hintere Kopfende hineingedrungen ist, stellt — wie ich früher angegeben hatte — den vergrösserten proximalen Centriol der jungen Spermatide dar. Das hintere kleinere Centriolkorn bildet den persistierenden Teil des distalen Spermatidencentriols (vergl. Fig. 1—21!). Offenbar sind die beiden Centriolkörner miteinander sehr stark verbunden; denn ich habe sie nie in einem Ausstrichspräparat getrennt gesehen. Die iso-

lierten Schwänze (Fig. 17 u. 18) sind offenbar im allgemeinen durch ein Abbrechen des kaudalsten Kopfendes vom Kopfe getrennt worden.

Zwar treten bei der letzterwähnten Behandlung der Ausstrichspräparate nicht immer die Centriolderivate mit derselben Deutlichkeit wie z. B. der Spiess hervor. Ich habe aber jetzt in neuen Präparaten Tausende von sowohl unreifen wie (allem Anschein nach) reifen Spermien gesehen, deren Centriolderivate genau das von mir (1900: 2) beschriebene Aussehen deutlich zeigen. Noch leichter ist es zu konstatieren, dass der Schwanzfaden — so wie ich (1900: 2) ihn beschrieben hatte — normaliter überall einfach ist und in der Mitte der Körnchenhülle verläuft (Fig. 16, 21 u. 26). Ich kann daher nicht umhin, die von Retzius (1906) gemachte indirekte Kritik meiner Befunde als vollständig verfehlt zu betrachten.

Teilweise auf meine neue Untersuchungen, vor allem aber auf meine alte spermiogenetische Untersuchungen gestüzt, kann ich die von Retzius (1906) in seinen Fig. 1 u. 7 (l. c. Taf. XXIII abgebildeten Ranaspermien mit Bestimmtheit als durch die Präparation hervorgerufene Kunstprodukte bezeichnen. Ähnliche Kunstprodukte habe auch ich — obgleich nur sehr selten — in einzelnen Präparaten gesehen. Die von Retzius als zwei Schwanzfäden aufgefassten beiden dunklen Streifen stellen nur den optischen Längsschnitt einer durch die Präparation etwas veränderten Körnchenhülle dar. In ganz ähnlicher Weise hat — wie ich (1900: 2) schon früher hervorgehoben habe — v. la Valette St. George (1886) die Spiralhülle der Bufo-Spermien irrig als Schwanzfadenpartien aufgefasst (l.c. Taf. XIV, Fig. 3, 4 u. 8).

Die vorderste Partie der zu einem kompakten Zylinder umgewandelten Körnchenhülle hatte sich wohl in den erwähnten, von Retzius abgebildeten Spermien etwas stärker als die übrige Partie derselben gefärbt und imponierte daher als zwei nebeneinander gelegene Körner, welche von Retzius als Centriolderivate aufgefasst wurden. Bis zu dem in Fig. 13 abgebildeten Entwicklungsstadium [1]) nehmen indessen die wahren Centriol-

[1]) Von demselben Entwicklungstadium hatte ich neulich Gelegenheit Herrn Professor Retzius einige Spermatiden zu demonstrieren. Zu erwähnen ist, dass Professor Retzius mich dann dringend aufforderte, meine Untersuchungen über die Histogenese der Rana-Spermien sofort zu veröffentlichen.

derivate eine ganz andere Lage ein. Durch Untersuchung von älteren unreifen Spermien in Ausstrichspräparaten habe ich die Möglichkeit anschliessen können, dass der proximale Centriol in den allerspätesten Entwicklungsperioden in kleineren Körnern geteilt werden sollte.

Betreffs des feineren Baues des Schwanzes möchte ich hier noch folgendes bemerken.

Der im Leben einfache Schwanzfaden ist aller Wahrscheinlichkeit nach von dünneren Fibrillen zusammengesetzt (in ähnlicher Weise wie besonders Ballowitz bei so vielen anderen Spermien festgestellt hat); bei gewisser Behandlung habe ich nämlich einen Zerfall des Schwanzfadens in zwei Fibrillen beobachten können (Fig. 17 u. 25).

Die Körnchenhülle kann bei gewisser Behandlung ein spiraliges Aussehen annehmen (Fig. 17). Da ich indessen dieses nur relativ selten mit Sicherheit habe beobachten können, möchte ich, bis stärkere Beweise dafür vorgebracht werden können, dass die Körnchenhülle als Kunstprodukt aus einer Spiralhülle hervorgegangen sei, eher das Umgekehrte annehmen.

Wenn man die Spermien von Rana fusca, ohne sie eintrocknen zu lassen, in der Zenkerschen Flüssigkeit fixiert und mit Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain färbt, findet man unter Umständen, wenn die Entfärbung recht lange gedauert hat, dass die hinterste Kopfpartie die Farbe behalten hat, obgleich die übrigen Partien des Kopfes fast vollständig entfärbt worden sind (Fig. 24). Im allgemeinen geht die gefärbte Kopfpartie in die ungefärbte allmählich über. Bisweilen findet man aber zwischen den dunklen und hellen Kopfpartien eine recht scharfe Grenze. In diesen Fällen zeigt die hintere dunkle Kopfpartie eine frappante Ähnlichkeit mit dem grossen proximalen Centriolderivat der Salamanderspermien (vergl. Meves, 1897). Indessen zeigt die Spermiogenese, dass es sich hier um etwas ganz anderes handeln muss. Vielleicht wird hier der Farbenunterschied zwischen den verschiedenen Kopfpartien nur durch eine etwas verschiedene chemische Zusammensetzung des Chromatins hervorgerufen. Denn ein ähnlicher Unterschied tritt bei Färbung mit Gentianaviolett am hinteren Kopfende nicht hervor; was man wohl hätte erwarten können, wenn verschiedene physikalische

Eigenschaften diese verschiedene Färbbarkeit mit Eisenhämatoxylin veranlasst hätten.

Eine gewissermassen ähnliche verschiedene Färbbarkeit tritt dagegen bei Färbung mit Gentianaviolett im vorderen Kopfteil oft hervor, wenn die Spermien nicht fixiert und vor der Färbung eingetrocknet waren. Die vorderste Kopfpartie quillt dann oft nicht auf, während die hintere grössere Kopfpartie fast regelmässig einer starken Quellung unterliegt. Hierbei wird diese Kopfpartie nicht nur dicker, sondern gewöhnlich auch länger als früher.

Dass die verschiedene Färbbarkeit der betreffenden Kopfpartien in diesem Falle wenigstens teilweise von verschiedenen physikalischen Eigenschaften abhängt, unterliegt wohl keinem Zweifel. Die vorderste Kopfpartie ist kompakter geblieben und schliesst also die färbbare Substanz mehr konzentriert in sich ein.

Warum ist aber diese vorderste Kopfpartie kompakter geblieben? Aller Wahrscheinlichkeit nach, weil diese Kopfpartie schon, wenn die Spermien noch lebend waren, am Deckgläschen so fest adhärierte, dass diese Adhäsion für eine Quellung dieser Kopfpartie ein mechanisches Hindernis darstellte. Die hintere, grössere Kopfpartie, welche am Deckgläschen nicht im Leben adhärent wird, ist dagegen — wenn sie beim Eintrocknen zu quellen tendiert — unverhindert, sich (sowohl seitwärts wie im allgemeinen auch nach hinten) nach Belieben auszubreiten.

Selbstverständlich führt auch das Eintrocknen zu einer starken Adhäsion der eintrocknenden Spermienpartien. Wenn nun beim Eintrocknen zufälligerweise das Schwanzende zuerst betroffen wird, so, dass es am Deckgläschen befestigt wird ehe der Kopf zu quellen angefangen hat, muss der letztgenannte sich wellenförmig (vergl. Fig. 26) oder in anderer Weise biegen, um bei der Quellung genügend Raum zu finden. Die Form solcher Kunstprodukte (Fig. 26) erinnert oft stark an die normale Form der Pelobates-Spermien.

Nicht nur in gewöhnlichen Trockenpräparaten, sondern auch in solchen Fällen, wenn man die Spermien für gewisse schädliche Reagentien (z. B. Hämatoxylin ohne vorherige Fixierung oder kurze Mazeration in Wasser) aussetzt, findet man, dass die vorderste Kopfpartie viel resistenter als der übrige Kopfteil ist. Bei Färbung mit Hämatoxylin ohne vorhergehende Fixierung

zerfällt die grösste Partie des Kopfes bald in Körnchen (Fig. 27), während die vorderste Kopfpartie fast unverändert bleibt. Die betreffenden Körnchen können fortgeschwemmt (vielleicht auch aufgelöst) werden. So erklärt es sich, dass man in solchen Präparaten oft ganz isolierte Kopfspitzen (Fig. 28) findet.

Ich finde es nicht unwahrscheinlich, dass diese Kopfspitzen (Fig. 27 und 28), welche mit den wahren Spiessen oder Perforatorien dieser Spermien (vergl. Fig. 19—21) nicht zu verwechseln sind, nur durch ihre Adhäsion am Deckgläschen von einem partiellen Untergang gerettet worden sind. Denn bei anderer Behandlung treten Bilder hervor, welche es glaubhaft machen, dass nur das seitlich liegende Perforatorium eine an und für sich sehr resistente Kopfpartie darstellt, und dass der übrige Teil der vorderen Kopfspitze von etwa derselben Konsistenz wie der grössere Kopfteil ist (vergl. z. B. Fig. 20).

Sehr bemerkenswert finde ich es, dass die lebenden Spermien sich in der Weise an das Deckgläschen befestigen, dass das Perforatorium immer in Profil zu liegen kommt (vergl. Fig. 16, 19, 20a, 21 und 25b). So viel ich bisher habe finden können, sind Enface-Lagen des Perforatoriums (Fig. 20b) nur in Trockenpräparaten von solchen Spermien zu beobachten, welche unmittelbar vor dem Eintrocknen in der Flüssigkeit ganz frei (d. h. ohne Adhäsion an das Deckgläschen) lagen. — Vielleicht hängt diese konstante Profillage der lebend adhärenten Spermien nur von der oben erwähnten Kopfbiegung ab, welche einerseits natürlich in dem engen Raum zwischen Objektträger und Deckgläschen zu einer Profillage einladen muss, und andererseits wohl für eine Adhäsion der Kopfspitze in Enface-Lage direkt hinderlich ist.

Bau der Spermien von Rana esculenta, Rana arvalis und Rana mugiens.

Obgleich ich es nunmehr als etwas unvorsichtig betrachte, den feineren Bau von reifen Spermien zu beschreiben, ehe man die Entwicklung derselben genau verfolgt hat, gebe ich hier zur Komparation Abbildungen der Spermien von noch drei Rana-Arten.

Die Spermien von Rana esculenta (Fig. 32—34) nehmen — gleich wie diejenigen von Rana fusca — bei verschiedener Behandlung ein recht verschiedenes Aussehen an. Dieses gilt

besonders von dem Verbindungsstück. Unter Umständen nimmt dasselbe das in Fig. 33 abgebildete Aussehen an, welches die Existenz einer vorderen Verzweigung des Schwanzfadens simuliert. Dieses Bild ist indessen mit Sicherheit als ein Kunstprodukt zu betrachten, welches durch den optischen Längsschnitt einer alterierten Spiralhülle hervorgerufen wird.

Diese Spermien besitzen nämlich, wie schon Benda (1898) beschrieben hat, eine Spiralhülle in dem kurzen Verbindungsstück. Diese Spiralhülle umgiebt die von mir (1900: 2) beschriebenen Körner, welche die Verbindung des einfachen Schwanzfadens mit dem Kopfe vermitteln (Fig. 32). Da diese Körner dasselbe Aussehen wie die Centriolderivate anderer Anurenspermien (Rana fusca und Bombinator igneus) zeigen und bei derselben Behandlung hervortreten, sind sie aller Wahrscheinlichkeit nach auch hier als Centriolderivate zu betrachten. Ob sie die fast unveränderten Centriolen der jungen Spermatide (wie bei Bombinator) darstellen, oder ob sie nur teilweise die ursprünglichen Spermatidencentriolen (wie bei Rana fusca) repräsentieren, müssen spermiogenetische Untersuchungen lehren.

Der von v. la Valette St. George (1886) entdeckte kleine knopfförmige Spiess dieser Spermien ist im allgemeinen leicht zu erkennen. — Der im Leben einfach aussehende Schwanzfaden ist wahrscheinlich aus Fibrillen zusammengesetzt, denn ich habe bisweilen Andeutungen zu einem Zerfallen in feineren Fäden (Fig. 33) gesehen.

Die Spermien von Rana arvalis (Fig. 35) sind denen von Rana esculenta wie bekannt sehr ähnlich. Nur habe ich hier im allgemeinen eine etwas längere Spiralhülle, einen kürzeren Schwanzfaden und einen vorn etwas spitzeren Kopf gesehen. Da ich indessen Spermien von nur einem einzigen Exemplar bisher gesehen habe, kann ich aber nicht ganz sicher sein, dass diese Unterschiede konstant zu finden sind.

Die Spermien von Rana mugiens (Fig. 36 und 37) sind ebenfalls denen von Rana esculenta sehr ähnlich. Wie ich schon früher hervorgehoben habe (Broman, 1900: 2), ist aber hier das Perforatorium etwas mehr ausgebreitet. Es sitzt als eine sehr kleine Mütze am vorderen Kopfende (Fig. 37). — Die Spiralhülle fand ich bei diesen Spermien ganz besonders deutlich und zwar auch bei lebenden Spermien.

Die Spermien der letzterwähnten drei Rana-Arten sind also einander so ähnlich, dass es berechtigt sein kann, ihre Form als gewöhnlicher Typus der bisher untersuchten Rana-Spermien aufzustellen.

Von dieser Form weicht aber diejenige der Spermien von Rana fusca so beträchtlich ab, dass ich es für angemessen finde, sie als einen besonderen Typus der Ranaspermien aufzustellen. Soviel wir bis jetzt wissen, hat ausser Rana fusca nur Rana agilis (de l'Isle, 1873) Spermien von diesem Typus.

II. Ueber die Entwicklung der Spermien von Rana fusca.

Frühere Untersuchungen.

Aus älterer Zeit liegen mehrere Untersuchungen über die Histogenese der Spermien von Rana fusca vor. Kölliker (1847), Remak (1854), Ankermann (1857), Neumann (1868, 1875), von la Valette St. George (1871 und 1876) und Gruenhagen (1885) haben dieses Thema mehr oder weniger eingehend behandelt. Da indessen den betreffenden Autoren im allgemeinen nur sehr unvollkommene histologische Arbeitsmethoden zur Verfügung standen, darf es nicht Wunder nehmen, dass die Ergebnisse dieser Untersuchungen auch sehr unvollkommen wurden. So viel wurde indessen von v. la Valette St. George festgestellt, dass der Spermienkopf aus dem Spermatidenkern, der Spermienschwanz aus dem Spermatidenzytoplasma hervorgeht.

In neuerer Zeit ist dieses Thema eingehender nur von Bertacchini (1891, 1896) behandelt worden. Dieser Autor konnte aber — so viel ich verstehe — unsere Kenntnisse über die Histogenese der Ranaspermien nicht nennenswert durch Beobachtungen von bestehendem Wert vergrössern.

Nach der Einführung der Hämatoxylin-Eisenalaunfärbung von M. Heidenhain (1892, 1894, 1896), — welche Methode bekanntlich ein genaueres Studium u. a. auch von den Centriolen und ihren Derivaten ermöglicht, und daher in der spermiogenetischen Forschung von epochemachender Bedeutung gewesen ist, haben — so viel ich weiss — nur Benda (1898) und ich (Broman, 1900, 1901: 1) Mitteilungen über die Spermiogenese bei Rana veröffentlicht. Unsere Angaben hierüber waren indessen

nur anmerkungsweise in Publikationen anderen Inhalts eingefügt und daher sehr unvollständig.

Benda (1898) sagt hierüber nur folgendes: „Von den Amphibien zeigen Anuren (Rana, Bombinator) nur geringfügige Verwendung der Centrosomen, die fast in ihrer ursprünglichen Lage und Form verbleiben, so dass das zentrosomale Mittelstück nur kornartig bleibt."

Selbst habe ich die Entwicklung der Spermatidencentriolen bei Rana fusca nur in der obenerwähnten, schwedischen Arbeit (1900: 2) kurz beschrieben und durch acht Textfiguren (den Fig. 1, 2, 4, 5, 7—11 in dieser Arbeit entsprechend) in einer anderen Arbeit (Broman 1901: 1, p. 127) illustriert.

Eigene Untersuchungen.

Die Spermatiden von Rana fusca sind relativ kleine Zellen. Sie sind ein Drittel kleiner als die Spermatiden von Bombinator und kaum halb so gross wie diejenigen von Salamandra. Die Kerne sind auch entsprechend kleiner. Dagegen haben die Zentralkörper oder Centriolen der jungen Spermatiden bei Rana etwa dieselbe Grösse wie diejenigen der jungen Bombinator- und Salamandraspermatiden.

In der Entwicklung der Ranaspermatiden unterscheide ich drei Perioden. Während der ersten Entwicklungsperiode entsteht der Schwanzfaden, und der Kern der Spermatide setzt sich mit den Centriolen in Verbindung (Fig. 1—6). Die zweite Entwicklungsperiode ist durch gewisse Umwandlungen der Centriolen und durch Umlagerung des Cytoplasmas und der Mitochondrien charakterisiert (Fig. 7—11). Während der dritten Entwicklungsperiode werden die überflüssigen Cytoplasmapartien abgeschnürt und die Spermienköpfe nehmen ihre charakteristische, stark in die Länge ausgezogene Form an (Fig. 12, 13, 22).

Erste Entwicklungsperiode.

Bei den jüngsten von mir beobachteten Ranaspermatiden waren die Centriolen als paarige Körnchen unmittelbar unter der Zellwand zu erkennen. Ihre Verbindungslinie lag senkrecht zur Zellwand (vgl. Fig. 1, Taf. XIX). Von dem distalen Centriol war schon ein Schwanzfaden ausgewachsen. Der proximale Centriol war noch durch eine dicke Cytoplasmapartie von dem zentral gelegenen, sphärischen Kern getrennt. Etwas seitwärts von den

Centriolen war im Cytoplasma ein homogener Körper zu erkennen, welcher wahrscheinlich als ein Idiozom aufzufassen ist.

In dem nächstfolgenden Stadium schiebt der Kern den Centriolen einen Fortsatz entgegen (Fig. 2), welcher bald mit dem proximalen Centriol in Verbindung tritt (Fig. 3 und 4).

Diesen Fortsatz, welchen ich als den sichtbaren Ausdruck einer von den Centriolen ausgehenden Reizwirkung (Mikrocentrotaxis) auf den Kern betrachte, habe ich (Broman, 1901: 1) Empfängniszäpfchen benannt und dem Empfängnishügel der Eier gewissermaßen parallel gestellt.

Das Empfängniszäpfchen des Spermatidenkerns wird in den folgenden Stadien (Fig. 5 und 6) wieder vollständig eingezogen, und Hand in Hand hiermit werden auch die an demselben fixierten Centriolen und die proximale Partie des Schwanzfadens in das Innere des Zellkörpers aufgenommen.

Zu bemerken ist indessen, dass die an dem distalen Centriol fixierte Zellwandpartie gleichzeitig miteingezogen wird, was — wenigstens wenn die Spermatiden eng zusammenliegen — zu der Ausbildung eines engen Kanals (vgl. Fig. 5 und 6) führt, welcher die proximale Schwanzfadenpartie in sich birgt. Die Wände dieses Kanals werden von der ursprünglichen Zellwand gebildet. Streng genommen liegt also die betreffende Schwanzfadenpartie noch vollständig extracellulär (Fig. 6). Bald obliteriert aber der betreffende Kanal, und die proximale Schwanzfadenpartie wird dann intracellulär.

Zweite Entwicklungsperiode.

Die Centriolen, welche in der ersten Entwicklungsperiode keine Formveränderungen erlitten hatten, fangen jetzt an, sich umzuformen. Der proximale Centriol dringt in den Kern hinein (Fig. 7) und vergrössert sich in allen Richtungen, bis er etwa doppelt grösser als früher wird. Der distale Centriol, welcher ausserhalb der Kernmembran liegen bleibt, wird ebenfalls grösser, vergrössert sich aber nicht gleichmässig, sondern nimmt die Form einer gegen dem Schwanzfaden quer gestellten, kreisrunden Platte (Fig. 7) an. In einem nächstfolgenden Stadium zerfällt diese Centriolplatte in eine periphere ringförmige Partie (Fig. 8) und ein zentral gelegenes Körnchen. Dieses Körnchen, welches die Verbindung des Schwanzfadens mit dem proximalen Centriol —

und hierdurch auch mit dem Kopfe — vermittelt, ist in den Figuren 8—10 unter dem stark gefärbten Centriolring versteckt. [1]) In dem Stadium Fig. 11 verschwindet aber dieser Ring in loco, indem er seine Färbbarkeit verliert (und wohl in dem Cytoplasma aufgelöst wird) und gleichzeitig tritt das zentrale Körnchen des distalen Centriols deutlich hervor.

Dieses Centriolkörnchen ist jetzt etwas grösser, als der ganze distale Centriol der Spermatide ursprünglich war (vgl. Fig. 11 und 1); er ist dagegen deutlich kleiner als der angewachsene proximale Centriol (siehe Fig. 11).

Nach dem Verschwinden des Centriolringes verändern die Centriolderivate der Spermatide weder Form noch Lage, sondern sind noch bei der reifen Spermie als zwei ungleich grosse Körnchen wiederzufinden, deren Verbindungslinie in der Längsachse der Spermie und ihr parallel liegt (vgl. Fig. 11—13 u. 16).

Anfang dieser zweiten Entwicklungsperiode werden — bei der hier benutzten Präparationsmethode — unmittelbar kaudalwärts vom distalen Centriol eine grosse Menge feinster Körnchen (Fig. 7) sichtbar, welche ein relativ grosses, von der proximalsten Schwanzfadenpartie durchgesetztes Aggregat bilden. Nach dem späteren Schicksal dieser Körnchen zu urteilen, sind sie mit den Mitochondrien Bendas identisch.

Der Körnchenhaufen dehnt sich in den folgenden Stadien allmählich nach hinten aus und bildet zuletzt eine kaudalwärts sich allmählich verjüngende Körnchenhülle um der intrazellularen Schwanzfadenpartie umher (vergl. Fig. 7—11).

Gleichzeitig hiermit verschiebt sich auch die ganze Cytoplasmamasse der Spermatide kaudalwärts. Der zu dem Spermienkopf sich umformende Spermatidenkern wird hierbei allmählich seiner Cytoplasmahülle fast vollständig beraubt. Ende der zweiten Entwickelungsperiode (Fig. 11) ist diese Hülle im allgemeinen nicht mehr deutlich zu erkennen.

Was die Kopfanlage auf diese Weise an Cytoplasmabekleidung verliert, gewinnt also die Schwanzanlage, deren intrazelluläre Partie hierbei beträchtlich länger wird. Für die Länge der obenerwähnten Körnchenhülle des Schwanzes hat diese Cytoplasmaverschiebung grosse Bedeutung. Denn ebensoweit, wie die

---

[1]) In Fig. 14 ist der Centriolring distociert worden und das betreffende Körnchen daher gleichzeitig mit dem Centriolring sichtbar.

Cytoplasmahülle des Schwanzes kaudalwärts vordringt, dehnt sich auch die Körnchenhülle desselben aus (vergl. Fig. 9—11). Diese Hülle hat jetzt — (Ende der zweiten Entwicklungsperiode) — schon zwei Drittel ihrer definitiven Länge erreicht. Die Länge der Kopfananlage beträgt zu dieser Zeit nur etwa ein Viertel der definitiven Kopflänge.

Schon in der ersten Entwicklungsperiode (vergl. Fig. 4 u. 5) tritt am Spermatidenkern — und zwar etwas seitlich vom vorderen Pole — ein Bläschen auf, welches — nach unseren Erfahrungen bei verwandten Tieren zu urteilen — aller Wahrscheinlichkeit nach als ein Idiozomderivat aufzufassen ist.

Auch in der zweiten Entwicklungsperiode bleibt dieses Bläschen etwas seitlich liegen (vergl. Fig. 7—11). Bei der Verlängerung der Spermienkopfanlage plattet sich dasselbe ab und verlängert sich ein wenig in der Längsrichtung des Kopfes. Die an der einen Seite des vorderen Kopfendes fixierte Bläschenwand verdickt sich zuletzt (Fig. 11), während die laterale Bläschenwand dünn bleibt. Gleichzeitig verkleinert sich das Bläschenlumen immermehr, bis es zuletzt vollständig obliteriert (vergl. Fig. 11 und 12). Wir erkennen jetzt in dem betreffenden Bläschen die Anlage des P e r f o r a t o r i u m s oder des S p i e s s e s.

Wie wir sehen, sind also schon Ende der zweiten Entwicklungsperiode, welche als die wichtigste Formbildungsperiode zu bezeichnen ist, die Spermatiden in Spermien umgewandelt, welche sich von reifen Spermien histologisch hauptsächlich nur dadurch unterscheiden, dass der Kopf kürzer und dicker und die Cytoplasmahülle des Schwanzes voluminöser ist.

Man könnte daher die

dritte Entwickelungsperiode

auch die Wachstums- und R e i f u n g s p e r i o d e benennen.

Schon Anfang dieser Periode (Fig. 12) beginnen die überflüssigen Cytoplasmapartien sich in Form kleiner Ballen von den Spermien abzuschnüren. Die Cytoplasmahülle des Schwanzes wird hierbei bald so stark reduziert, dass sie im allgemeinen nicht mehr als eine besondere Hülle nach aussen von der Körnchenhülle deutlich zu erkennen ist. — Die allmählich degenerierenden Cytoplasmaballen sind noch längere Zeit zwischen den kaudalen Partien der Spermienschwänze zu sehen, an welchen sie in Hodenausstrichspräparaten oft adhärieren (Fig. 22).

Wie schon oben angedeutet, verlängert sich während dieser Periode die Körnchenhülle, so dass sie bei reifen Spermien etwa ein Drittel länger als in dem ersten Stadium dieser Periode wird. Ob gleichzeitig hiermit auch die von dieser Hülle eingeschlossene Schwanzfadenpartie entsprechend viel in die Länge wächst, oder ob die Körnchenhülle sich nur kaudalwärts an einem Schwanzfaden verschiebt, welcher schon früher seine definitive Länge erreicht hat, lässt sich natürlich an Schnittpräparaten nicht feststellen. (Sicher ist dagegen, dass der Schwanzfaden während dieser Entwickelungsperiode etwas dicker wird.)

Bemerkenswert ist übrigens, dass die obenerwähnten Körnchen — soweit ich bisher habe feststellen können — gewöhnlich keine deutlich spiralige Gruppierung annehmen.

Die Centriolderivate verändern sich — wie schon erwähnt — während dieser Periode nicht nennenswert (vergl. Fig. 12, 13, 16, 18 und 21).

Wie schon oben angedeutet wurde, verlängert sich der Spermienkopf während dieser Periode so stark, dass er am Ende der Periode etwa viermal länger als am Anfang derselben ist. Diese Verlängerung findet wohl hauptsächlich durch Wachstum statt. In der ersten Hälfte dieser Periode handelt es sich aber wahrscheinlich auch um eine Umformung, denn der Spermienkopf wird zu dieser Zeit deutlich dünner (vergl. Fig. 11—13). Das Chromatin konzentriert sich indessen gleichzeitig und nimmt ein mehr homogenes Aussehen an; was allein die Verdünnung des Kopfes erklären könnte.

Bei dieser starken Verlängerung des Spermienkopfes wird das vordere Ende desselben spitz ausgezogen, und Hand in Hand hiermit wird auch der hier einseitig fixierte Spiess entsprechend länger und spitzer. Diejenige Kopfseite, welche den Spiess trägt, bleibt indessen oft in der betreffenden Höhe oft ein wenig kürzer als die entgegengesetzte Seite, was zu einer schwachen Biegung des vorderen Kopfendes Veranlassung gibt (vergl. Fig. 13 u. 21).

Nicht ganz reife Spermien zeigen oft nach dem obenerwähnten Gentiana-Eintrocknungs-Verfahren einen stark gefärbten Spiess, welcher sich gegen das vordere Kopfende hin nicht wie bei den reifen Spermien (Fig. 21) allmählich verjüngt, sondern etwa an der Mitte eine mehr oder weniger hohe knopfförmige Anschwellung trägt (Fig. 16). Da ich diese Anschwellung bei

frischen Spermien desselben Stadiums nie gesehen habe, nehme ich an, dass sie durch eine bei dieser Behandlung aufgetretene postmortale Veränderung der Idiozomblase (deren laterale Wand sich vielleicht noch nicht so fest wie später an die mediale Blasenwand fixiert hat) zu Stande gekommen ist.

Wenn wir die oben geschilderte Histogenese der Ranaspermien mit derjenigen verwandter Spermienformen vergleichen, so finden wir sie im grossen gesehen miteinander sehr übereinstimmend.

In einem Punkte weicht indessen die Spermiogenese bei Rana fusca von denjenigen aller in dieser Hinsicht bisher untersuchten Tieren ab, deren Spermatiden einen im Zellinnern entstandenen Centriolring besitzen: Der aus dem distalen Centriol stammenden Centriolring verschwindet nämlich hier in loco, also ohne (ganz oder teilweise) im Voraus eine Kaudalwärtswanderung ausgeführt zu haben (vergl. Fig. 10—12).

Vielleicht ist die nächste Ursache hierzu darin zu suchen, dass die Mitochondrien sich relativ frühzeitig und zwar ehe der Ring gebildet worden ist, um die intrazellulare Schwanzfadenpartie umher gruppieren (Fig. 7) und so wohl ein mechanisches Hindernis für die Kaudalwärtsverschiebung des Ringes bilden.

Indessen erscheint die Bedeutung des Centriolringes in der Spermiogenese nach dieser Beobachtung — wenn möglich — noch rätselhafter als früher. Denn die Annahme z. B., er habe die Aufgabe, die Cytoplasmahülle der Spermie kaudalwärts abzugrenzen oder die Kaudalwärtsverschiebung dieser Hülle zu leiten, wird hier hinfällig.

Einfacher wäre es anzunehmen, dass der Ring (wenigstens in gewissen Fällen) eine Centriolpartie darstellt, welche nur durch übermässiges Wachstum entstanden ist und daher als für die spätere Funktion unnötig oder schädlich abgeworfen wird. Wir würden dann auch eine einfache Erklärung für die Tatsache gefunden haben, dass der distale Centriol der Bombinatorspermatide, welcher sich nicht nennenswert vergrössert, auch keinen Ring bildet (Broman, 1900: 1). Weniger befriedigend wird indessen diese Annahme, wenn man sie auf solche Tiere transponiert, deren distaler Spermatidencentriol ganz und gar in einen Ring umgebildet wird.

Von den übrigen Ergebnissen meiner Spermiogenetischen Untersuchung finde ich besonders folgende bemerkenswert:

1. Dass die an der Peripherie der jungen Spermatide liegenden Centriolen[1]) nicht aktiv (d. h. unter Vermittlung von Schwanzfaden-Bewegungen) auf einen unveränderten Kern zu einwandern, sondern durch einen Kernfortsatz, das Empfängniszäpfchen, von der Zellenperipherie abgeholt werden (vergl. Fig. 1—6).

   Eine ähnliche Beobachtung hatte Meves (1898) schon früher bei der Ratte gemacht. Andeutungsweise ist ein solches Empfängniszäpfchen nach Meves (1899) auch bei den Spermatiden des Meerschweinchens zu finden. Hier spielt jedoch die aktive Centriolwanderung für die Verbindung der Centriolen mit dem Kerne die Hauptrolle (Meves).

2. Dass die proximale Schwanzfadenpartie der Spermatide zunächst in einem engen Zellwandkanal zu liegen kommt (vergl. Fig. 5 u. 6).

   Eine ähnliche Beobachtung hat zuerst Meves (1897) bei normalen Salamanderspermatiden gemacht. Bei Tritonspermatiden fand Benda (1898) dieselbe Erscheinung besonders deutlich ausgesprochen; und bei zweischwänzigen Riesenspermatiden von Salamander konnte ich (Broman, 1902) die Existenz eines die beiden Schwanzfäden gemeinsam einschliessenden Zellwandkanals (vgl. Taf. 47—48, Fig. 49 und 51) feststellen.

3. Dass das Idiozombläschen einseitig an dem vorderen Kopfende liegen bleibt (Fig. 7—11), so dass das Perforatorium der reifen Spermie wie ein Fingernagel dem Kopfe anzusitzen kommt (Fig. 21 und 25 b).

   Eine ähnliche seitliche Anlagerung des Perforatoriums ist von Ballowitz (1890) und mir (1900: 2) bei Triton taeniatus und von Retzius (1906) bei Pleurodeles Waltlii beobachtet worden.

4. Dass die Mitochondrien des Spermienschwanzes — wenigstens so viel meine bisherigen Hodenschnittpräparate zeigen — zu einem Spiralfaden nicht verschmelzen.

   Ich finde dieses bemerkenswert, weil bei den übrigen in dieser Hinsicht genauer untersuchten Anurenspermien — mit Ausnahme von den Pelobatesspermien (Broman, 1901: 2), denen eine Mitochondrienhülle vollständig fehlt — immer die Existenz einer mehr oder weniger deutlichen Spiralhülle zu konstatieren war (Benda, 1898, 1903, Broman, 1900: 2). — Indessen betrachte

[1]) = Zentralkörper.

ich diese Frage als noch nicht mit absoluter Sicherheit beantwortet. Denn wie oben erwähnt, habe ich bei gewisser Behandlung der Ausstrichspräparate einzelne Spermien von Rana fusca gesehen, deren Verbindungsstück ein spiraliges Aussehen erkennen liess, und ich finde es nicht ganz unmöglich, dass verbesserte Präparationsmethoden auch bei den reifen Ranafuscaspermien eine Spiralhülle als normale Bildung enthüllen werden.

5. Dass schon im Stadium Fig. 12 das überflüssige Cytoplasma von der jungen Spermie abgeschnürt wird.

   Ein ähnlicher Abschnürungsprozess ist bei vielen anderen Objekten beobachtet worden (z. B. bei Meerschweinchen von Meves [1899] und bei Bombinator von mir [1900: 1]).

6. Dass bei gewisser Behandlung der unreifen Spermien am Perforatorium eine knopfförmige Anschwellung (Fig. 16) auftritt, welche als Präparations-Kunstprodukt aufzufassen ist.

Von den Ergebnissen meiner Untersuchungen von reifen Spermien hebe ich besonders hervor:

1. Dass die Spermien von Rana fusca ein stabförmiges Perforatorium besitzen, welches konstant an der einen (und zwar an der konkaven) Seite des Kopfes liegt (Fig. 21).
2. Dass der ganze Kopf im übrigen wahrscheinlich physikalisch gleichmässig gebaut ist (Fig. 16 und 20).
3. Dass aber bei gewisser Behandlung die vorderste Kopfpartie resistenter als die übrige erscheint (Fig. 26—29).
4. Dass es indessen wahrscheinlich nur die während des Lebens stattgefundene Adhäsion dieser Kopfpartie an das Deckgläschen ist, welche die an der Seite des Perforatoriums liegende Kopfpartie vor Quellung und Zellfall schützt.
5. Dass diese vitale Adhäsion des vordersten Kopfteils, welche beim Absterben der Spermie im allgemeinen nicht aufgehoben wird, regelmässig so stattfindet, dass das Perforatorium Profillage einzunehmen kommt.
6. Dass die hinterste Kopfpartie nach Fixierung in der Zenkerschen Flüssigkeit und Färbung mit Eisenhämatoxylin die Farbe länger als die übrige Kopfpartie behält (Fig. 24), was wohl an einer chemischen Verschiedenheit hindeutet.

7. Dass die von Pflüger (1883) angegebene (von Gaupp 1904 zitierte) Zahl über die normale Länge des Kopfes der Rana-fusca-Spermien unrichtig ist.
8. Dass die Ursache zu dieser unrichtigen Angabe vielleicht darin zu suchen sein könnte, dass die Spermienköpfe beim Eintrocknen im allgemeinen nicht nur dicker, sondern auch etwas länger werden; dass sie aber am wahrscheinlichsten darin liegt, dass Pflüger nicht nur den wahren Kopf sondern auch die dickere Partie des Verbindungsstückes als zum Kopfe gehörend gemessen hat.
9. Das das Halsstück der Rana-fusca-Spermien aus zwei eng verbundenen, etwa ungleich grossen Körnern besteht, von welchen das vordere, grössere aus dem ganzen proximalen Spermatidencentriol hervorgegangen ist, während das hintere nur aus der mittleren Partie des distalen Spermatidencentriols herstammt.
10. Dass das vordere Centriolkorn innerhalb der inneren[1]) Kopfmembran (= der früheren Kernmembran) liegt.
11. Dass bei den Rana-fusca-Spermien keine Centriolkörner existieren, deren Verbindungslinie senkreckt gegen die Spermiumachse liegt (entgegen Retzius, 1906).
12. Dass der von dem hinteren Centriolkorn ausgehende Schwanzfaden, wenn er nicht durch besondere Behandlung zum Zerfallen gebracht worden ist (Fig. 17, 25 und 33), einfach ist und in der Mitte des Verbindungsstückes verläuft (Fig. 16—18, 21 u. 26.) (Entgegen Retzius, 1906).
13. Dass die von Retzius (1906) im Gebiete des Verbindungsstückes abgebildeten beiden „Schwanzfäden" aller Wahrscheinlichkeit nach nur der optische Längsschnitt einer durch die Präparation veränderten Körnchenhülle und mit Sicherheit keine wahren Schwanzfäden darstellen.
14. Dass der Schwanzfaden der Ranaspermien überall dieselbe Dicke besitzt (Fig. 18).
15. Dass derselbe durch Mazeration in Fibrillen zerfallen kann (Fig. 17, 25 und 33).

[1]) Mit Retzius (1906) nehme ich an, dass es ausserdem eine äussere von einer dünnen Cytoplasmaschicht gebildete, Kopfmembran giebt.

16. Dass im Gebiete des Verbindungs- (oder Mittel-)stückes der Schwanzfaden von einer Cytoplasmahülle umgeben wird, welche im allgemeinen ein körniges und nur selten ein spiraliges Aussehen hat (Fig. 16, 21). (Die Länge dieser Körnchenhülle ist etwa die Hälfte der Kopflänge).
17. Dass die bei längerer Wasserbehandlung krampfartig gebogenen oder eingerollten Spermien (Fig. 30 und 31) — soviel ich bisher habe finden können — sich nicht wieder strecken können und also offenbar nicht mehr befruchtungsfähig sind, obgleich sie noch mehrere Stunden lebhaft umherschwimmen können.
18. Dass die Spermien von Rana esculenta, Rana arvalis und Rana mugiens einander nicht vollständig ähnlich sind (vergl. Fig. 32—37); dass sie aber einen gemeinsamen Typus darstellen, welcher von demjenigen der Rana-fusca-Spermien stark abweicht.
19. Dass die Spermien von Rana esculenta, Rana arvalis und Rana mugiens alle eine kurze Spiralhülle besitzen (Fig. 32, 35—37).
20. Dass sie auch ein Halsstück haben, von etwa demselben Aussehen wie dasjenige der Spermien von Rana fusca, Bombinator und Pelobates (vergl. Broman, 1900: 1, 1901: 2).
21. Dass das Perforatorium der Rana-arvalis-Spermien knopfförmig (Fig. 35) — wie dasjenige der Rana-esculenta-Spermien — und dass das Perforatorium der Rana-mugiens-Spermien mützenfömig ist (Fig. 37).

Lund, Dezember 1906.

Literaturverzeichnis.

(Die mit * bezeichneten Arbeiten waren mir nicht zugänglich.)

Ankermann (1857): Einiges über die Bewegung und Entwicklung der Samenfäden des Frosches. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 8, p. 129.

Ballowitz (1890): Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 36.

Benda, C. (1898): Über die Spermatogenese der Vertebraten und höherer Evertebraten. Verh. der physiol. Gesellsch. zu Berlin. Jahrg. 1897—98, No. 14—17.

Derselbe (1903): Die Mitochondria. Ergebnisse der Anat. u. Entwicklungsgeschichte, Bd. XII, p. 761.

Bertacchini, Piètro (1891): La Spermatogenesi nella Rana temporaria. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 8, p. 140.

Derselbe (1896): Ricerche biologiche sulla Spermatogenesi nel Gruppo degli Anfibi anuri. Ebenda, Bd. 13, p. 409.

Broman, Ivar (1900: 1): Über Bau und Enwicklung der Spermien von Bombinator igneus. Anat. Anz., Bd. 17, p. 129.

Derselbe (1900: 2): Bidrag till kännedomen om batrachiespermiernas byggnad. Lund.

Derselbe (1901: 1): Über gesetzmässige Bewegungs- und Wachstumserscheinungen (Taxis- und Tropismenformen) der Spermatiden, ihrer Centralkörper, Idiozomen und Kerne. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 59, p. 106.

Derselbe (1901: 2): Notiz über das „Halsstück" der Spermien von Pelobates fuscus nebst kritischen Bemerkungen über die Nomenklatur der Spermienschwanzfäden. Anat. Anz., Bd. 20, p. 347.

Derselbe (1902): Über Bau und Entwicklung von physiologisch vorkommenden atypischen Spermien. Anat. Hefte I, Bd. 18, p. 508.

Czermak, Jos. Jul. (1833): Beiträge zu der Lehre von den Spermatozoen. Wien 1833.

*Duval (1880): Recherches sur la Spermatogénèse chez la Grenouille. Rev. des Sc. nat. Cit. nach Bertacchini (1896).

Ecker, A. (1851—1859): Icones physiologicae. Taf. XXI, Fig. Vc., Leipzig.

Gaupp, Ernst (1904): Eckers und Wiedersheims Anatomie des Frosches. III. Lehre von den Eingeweiden etc., p. 308, Braunschweig.

*Gleichen (1788): Abhandlung über die Samen- und Infusionstierchen. Nürnberg. Cit. nach Czermak (1833).

Gruenhagen, A. (1885: 1): Untersuchungen über Samenentwicklung. Centralblatt f. med. Wiss., Jahrg. 23, No. 28.

Derselbe (1885: 2): Über die Spermatogenese bei Rana fusca (temporaria). Ebenda No. 42.

*de l'Isle, A. (1873): Hybridation chez les Amphibies. Annales des Science nat., Sér. V, Vol. 17, p. 6. Cit. nach Pflüger (1883).

Kölliker, A. (1847): Die Bildung der Samenfäden in Bläschen als allgemeines Entwicklungsgesetz. Neue Denkschr. d. Allgem. schweiz. Gesellschaft f. d. Naturw., Bd. 8.

Leeuwenhoek (1687): Anatomia, seu interiora rerum etc. Lugd. Batav, p. 51 in Anat. et contempl.

Leydig, Franz (1877): Die anuren Batrachier der deutschen Fauna. Bonn.

Massart (1888): Sur l'irritabilité des spermazoïdes de la grenouille. Bullet. de l'acad. roy. de Belgique, T. 18, p. 750.

Meves, Fr. (1897): Über Struktur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 50.

Derselbe (1898): Über das Verhalten der Centralkörper bei der Histogenese der Samenfäden von Mensch und Ratte. Verh. d. anat. Ges. in Kiel.

Derselbe (1899): Über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 54.

Derselbe (1902): Struktur und Histogenese der Spermien. Ergebnisse d. Anat u. Entwicklungsgesch., Bd. 11.

Neumann, E. (1868): Entwicklung der Samenfäden beim Frosche. Zentralbl. f. d. med. Wiss., Nr. 24, p. 369.

Derselbe (1875): Untersuchungen über die Entwicklung der Spermatozoiden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 11, p. 292.

Pflüger, E. und Smith, William J. (1883): Untersuchungen über Bastardierung der anuren Batraehier und die Prinzipien der Zeugung, II. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. 32, p. 519.

Prévost et Dumas (1824): Observations relatives à l'appareil générateur des animaux mâles; examen des liquides renfermés dans les diverses glandes qui peuvent s'y rencontrer; histoire et description des animalcules spermatiques. Annales des sciences naturelles, T. I, p. 274.

Remak, R. (1854): Über Eihüllen und Spermatozoen. Archiv f. Anat., Phys. u. wiss. Med., p. 252.

Retzius, Gustaf (1906): Die Spermien der Amphibien. Biologische Untersuchungen, N. F., Bd. 13, Stockholm u Jena, p. 49.

Schweigger-Seidel, F. (1865): Über die Samenkörperchen und ihre Entwicklung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 1, p. 309.

Treviranus, G. R. (1816): Über die organischen Elemente des tierischen Körpers. Vermischte Schriften anatomischen u. physiologischen Inhalts. Bd. 1, p. 122. Göttingen.

v. la Valette St. George (1871): Der Hoden. Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen u. der Tiere, Bd. I, p. 541. Leipzig.

Derselbe (1876): Über die Genese der Samenkörper. Vierte Mitteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 12, p. 797.

Derselbe (1886): Spermatologische Beiträge. Dritte Mitteilung. Ebenda, Bd. 27, p. 385.

Wagner und Leuckart (1852): Semen. Todds Cyclopædia of Anatomy and Physiology, Vol. 4. London.

Waldeyer, W. (1901, 1902): Die Geschlechtszellen. Hertwigs Handbuch d. vergl. u. exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Jena.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIX und XX.

Die Figuren sind mit Zeiss' Apochromat 2 mm (Apertur 1,30) und Kompensationsokular 12 unter Benutzung des Abbéschen Zeichenapparates (Projektion auf Objekttischhöhe. Tubuslänge 160 mm) entworfen. Vergrösserung also etwa 1500 Mal.

Die Figuren 1—15 stammen alle von Präparaten, die mit dem Hermannschen Gemisch fixiert und mit Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain gefärbt sind.

Die Figuren 16—37 sind nach Ausstrichspräparaten, welche in verschiedener Weise behandelt wurden (vergl. unten!), gezeichnet.

Fig. 1—6. Spermatiden von Rana fusca aus der ersten Entwicklungsperiode.

Fig. 7—11. Spermatiden (desselben Tieres) aus der zweiten Entwicklungsperiode.

Fig. 12 u. 13. Spermatiden (desselben Tieres) aus der dritten Entwicklungsperiode (= unreife Spermien).

Fig. 14 u. 15. Degenerierende Spermatiden, deren Centriolderivate und Mitochondrien sich in den Stadien der zweiten bezw. dritten Entwicklungsperiode befinden.

Fig. 16. Unreife Spermie von Rana fusca. Frisch mit Gentianaviolett gefärbt und nachher langsam eingetrocknet. — Kopf gequollen. Dasselbe ist teilweise auch mit dem Spiess der Fall.

Fig. 17 u. 18. Isolierte Spermienschwänze von Rana fusca. In Fig. 17 ist die abgebrochene kaudalste Kopfpartie auch sichtbar. Körnchenhülle gequollen, teilweise homogen, teilweise von spiraligem Aussehen. Von den Centriolkörnern geht mitten durch die Körnchenhülle ein einfacher Schwanzfaden aus, welcher in diesem Falle (ausnahmsweise) weiter kaudalwärts in zwei Fäden zerfällt. In Fig. 18 ist die Körnchenhülle wegmazeriert. Von den hierdurch vollständig enthüllten Centriolkörnern geht ein einfacher gleichdicker Schwanzfaden aus. — Fig. 17 stammt aus einem gewöhnlichen Trockenpräparat, welches nach dem Eintrocknen mit Gentianaviolett gefärbt wurde; Fig. 18 aus demselben Präparat wie Fig. 16.

Fig. 19. Reife Spermie von Rana fusca. — In Osmiumdämpfen fixiert und mit Gentianaviolett gefärbt. Kopf nur sehr wenig gequollen.

Fig. 20a. Reife Spermie von Rana fusca. — Behandlung wie für Fig. 16 angegeben wurde, jedoch mit einer etwas schnelleren Eintrocknung. — Kopf stark gequollen. Verbindungsstück von homogenem Aussehen, stark gefärbt. Spiess (ausnahmsweise) an der konvexen Kopfseite.

Fig. 20b. Vordere Hälfte eines gequollenen Spermienkopfes (R. fusca) aus einem gewöhnlichen Trockenpräparat. Der Spiess ist (ausnahmsweise) en face zu sehen.

Fig. 21. Reife Spermie von Rana fusca. Durch dieselbe Behandlung, wie für Fig. 16 angegeben wurde, sind Spiess und Centriolkörner etc. deutlich geworden, obgleich in diesem Falle keine merkbare Quellung

der Spermie eingetreten ist. — Ich kann daher diese Figur als Norm für den Bau der Rana fusca-Spermien aufstellen.

Fig. 22. Nicht ganz reife Spermie von Rana fusca. Ungefärbt, lebend beobachtet und gezeichnet. Ein Cytoplasmaballen haftet noch am Schwanzfaden.

Fig. 23. Ähnliche Cytoplasmaballen, von den Spermien abgeschnürt. — Lebend gezeichnet.

Fig. 24. Kopf und Verbindungsstück einer Rana fusca-Spermie. — Zenker Gemisch. — Eisenhämatoxylin.

Fig. 25a. Spermie von Rana fusca; frisch mit Gentianaviolett gefärbt.

Fig. 25b. Dieselbe Spermie, 18 Stunden später (nach langsamer Eintrocknung).

Fig. 26. Kopf (stark deformiert) und Verbindungsstück einer Spermie von Rana fusca. — Gewöhnliches Trockenpräparat. Gentianaviolett

Fig. 27 u. 28. Vordere Kopfpartien von Rana fusca-Spermien, deren hintere Kopfpartien körnig zerfallen sind. — Harris' Hämatoxylin.

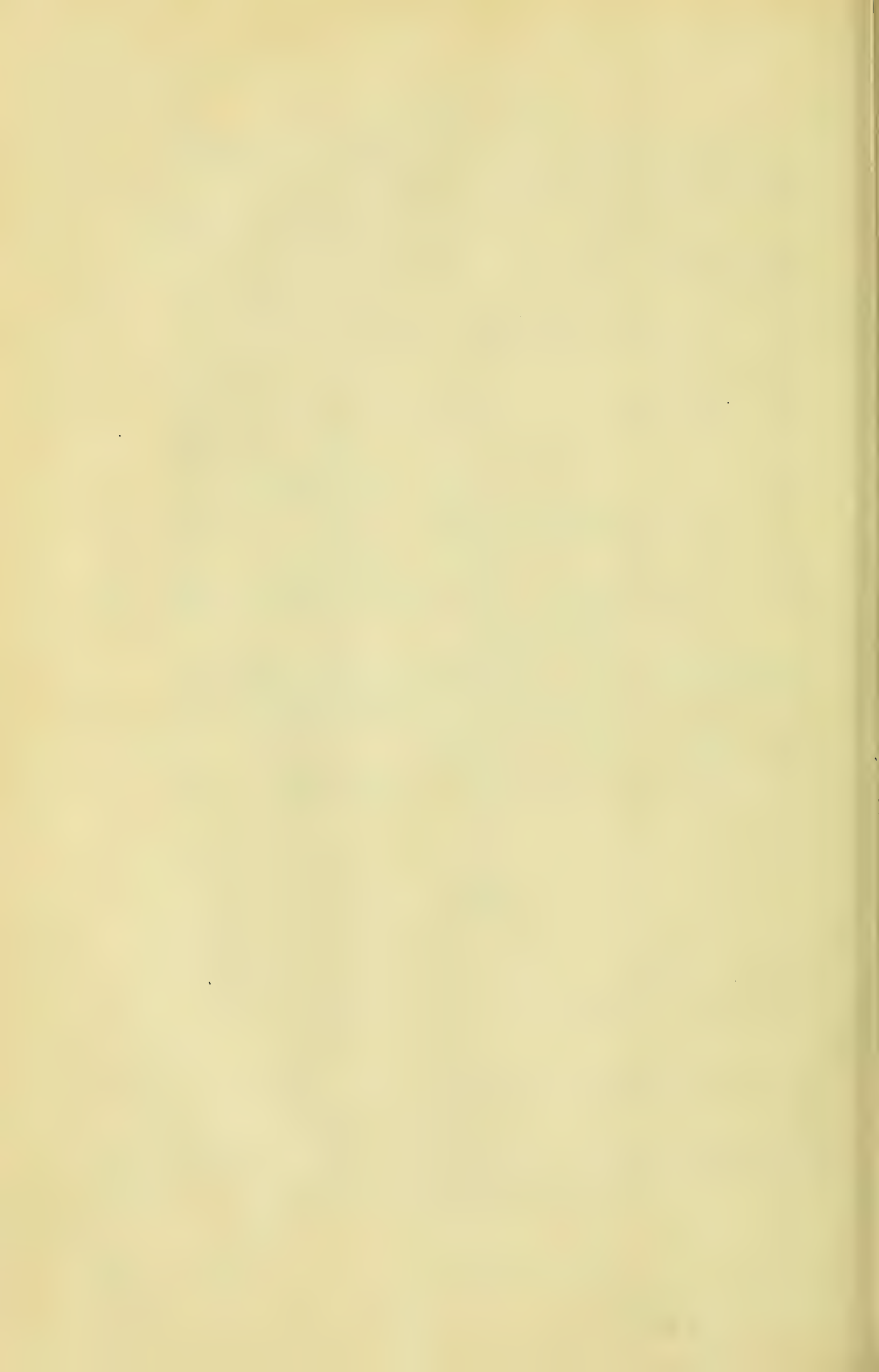
Fig. 29. Vordere Partie eines beim Ausstreichen stark in die Länge ausgezogenen Spermienkopfes. — Rana fusca. — Gewöhnliches Trockenpräparat. Gentianaviolett.

Fig. 30 u. 31. Spermien (von Rana fusca), deren Köpfe sich eingerollt oder ösenartig zurückgebogen haben. Vier Stunden nach Wasserzusatz zu dem frischen Präparat mit Gentianaviolett gefärbt und unmittelbar danach gezeichnet.

Fig. 32—34. Spermien von Rana esculenta. — Fig. 32. Behandlung wie für Fig. 16 angegeben wurde. Fig. 33. Gewöhnliches Trockenpräparat. Fig. 34 in Osmiumdämpfen fixiert. — Alle mit Gentianaviolett gefärbt.

Fig. 35. Spermie von Rana arvalis. Frisch, mit Gentianaviolett gefärbt und unmittelbar danach abgezeichnet.

Fig. 36 u. 37. Spermien von Rana mugiens. In Osmiumdämpfen fixiert und mit Gentianaviolett gefärbt.



Aus der physiologischen Abteilung der Zoologischen Station zu Neapel und der physiologischen Anstalt zu Innsbruck.

Histologische Untersuchungen über die Innervation der glatten und der ihr verwandten Muskulatur der Wirbeltiere und Mollusken.

Von

Prof. **F. B. Hofmann.**

Hierzu Tafel XXI.

Die Gruppe der Muskulatur, mit welcher sich diese Abhandlung befasst, begreift in sich Muskeln, welche im ausgebildeten Zustande aus zumeist einkernigen, spindeligen oder verästelten, sternförmig oder sonstwie gestalteten Elementen zusammengesetzt sind, seien diese Elemente nun „längsgestreift“, wie in der glatten Muskulatur der Wirbeltiere, doppeltschräggestreift, wie sie in der Mantel- und Flossenmuskulatur der Cephalopoden vorkommen, oder quergestreift, wie der Herzmuskel der Wirbeltiere. Im allgemeinen gehören die hier in Betracht kommenden Muskeln zu jenen, welche die Brüder Hertwig[1]) als mesenchymatöse bezeichnet haben, und ich hätte gerne diesen Ausdruck als bequemen Sammelnamen verwendet, wenn nicht dadurch eine bestimmte Hypothese über ihre Histogenese in die Diskussion hereingetragen würde, die, wenigstens bei Wirbeltieren, nicht für alle glatten Muskeln zutreffen soll. Für den ausgebildeten Zustand wird man aber jedenfalls an der Zugehörigkeit der oben angeführten Muskulatur zu einer Gruppe festhalten müssen, auch wenn ein passender Name für sie noch nicht gefunden ist. Zu den allen aufgezählten Muskeln dieser Gruppe gemeinsamen Eigentümlichkeiten gehört nach fremden und eigenen Untersuchungen auch die Art der Innervation, von deren Besonderheiten im folgenden hauptsächlich eine etwas ausführlicher besprochen werden soll, auf die ich zuerst bei der Untersuchung der Innervation des Froschherzens aufmerksam wurde. An diesem Objekt

[1]) Die Coelomtheorie. Jena, Fischer. 1881.

hatte ich[1]) nämlich in Übereinstimmung mit Ranvier,[2]) Heymans und Demoor[3]) und anderen gesehen, dass die Muskelzellenzüge allerorts von einem ungemein dichten Nervengeflecht durchsetzt waren, und es fragte sich, ob diese Nervengeflechte nicht vielleicht überall untereinander Anastomosen eingingen, sodass ein wirkliches Nervennetz innerhalb der Muskulatur anzunehmen wäre. Zwar liess sich diese Frage damals nicht vollkommen erledigen, aber eines wenigstens konnte, ebenfalls in Übereinstimmung mit Ranvier, gezeigt werden: dass die öfter beschriebenen freien, sogenannten knöpfchenförmigen Enden der Nervenfasern im Herzmuskel Kunstprodukte sind, hervorgerufen durch unvollständige Färbung oder Imprägnation nach Golgi. Je besser die Golgi-Imprägnation gelungen war, desto weniger solcher freier Enden waren zu sehen, und an Stellen mit allerreichster Imprägnation der Nervenfasern fehlten sie vollständig.

Ob freilich von den letzten noch imprägnierten Nervenästchen nicht vielleicht noch kurze, ihrerseits frei endigende Seitenzweigchen in die Muskelzellen hinein abgegeben werden, welche etwa mit der Golgimethode nicht dargestellt werden können, das liess sich nicht so sicher ausschliessen, wenn es auch sehr zweifelhaft gemacht werden konnte (l. c. S. 103 ff.). Ich komme auf diese Frage weiter unten (S. 379) nochmals zurück. Für die sogleich auszuführende Schlussfolgerung ist sie ohne Belang.

Finden sich nun aber keine freien Enden der Nervenfasern bei reichster Nervenfärbung, so bleiben nur zwei Möglichkeiten übrig: entweder nämlich gehen die durch die Imprägnation sichtbar gemachten Endverzweigungen einer jeden Stammnervenfaser[4]) schleifenförmig ineinander über, es bildet also jede Stammnervenfaser für sich abgeschlossene Netze, oder aber die Endästchen

[1]) Das intrakardiale Nervensystem des Frosches. His' Archiv, 1902, S. 54.

[2]) Appareils nerveux terminaux des muscles de la vie organique. Paris, 1880.

[3]) Etude de l'innervation du coeur des vertébrés à l'aide de la méthode de Golgi. Arch. de Biol. XIII, S. 619, 1894.

[4]) Unter Stammnervenfaser soll hier, wo es sich um gar keine Theorie (der Neuronen oder eine andere) handelt, sondern der feste Boden der Tatsachen nicht verlassen wird, verstanden werden der Nervenfortsatz einer Ganglienzelle vor seiner Aufteilung in die Endäste. Die zur Herzmuskulatur hinziehenden Nervenfasern entspringen beim Frosch zum Teil sicher als gerade Fortsätze der Ganglienzellen des Herzens, offenbar aber, wie sich aus physiologischen Tatsachen ergibt, ausserdem noch als Nervenfortsätze von weiter zentralwärts befindlichen Ganglienzellen.

der verschiedenen Stammnervenfasern anastomosieren allseitig miteinander, in letzterem Falle also existiert innerhalb der Herzmuskulatur ein durchgehend kontinuierliches, echtes Nervennetz.

Trotzdem ich nun bei meinen Präparaten, die ich seither auf dem internationalen Physiologenkongress zu Brüssel demonstriert habe, die allergünstigsten Bedingungen für das Studium dieser Verhältnisse hatte (Flächenpräparate dünner Membranen — keine Schnitte! — in denen sich die nach der Golgimethode imprägnierten Nervenfasern ausserordentlich scharf vom Grunde abheben, an den gut gelungenen Präparatstellen vollständige Freiheit von Niederschlägen), liess sich doch eine sichere Entscheidung in dieser Alternative nicht fällen. Dazu wäre erforderlich gewesen, dass man die Verzweigung des Nervenfortsatzes einer Ganglienzelle durch die Muskulatur hindurch in eine andere Ganglienzelle hinein hätte verfolgen können, und das war nicht möglich.

Sowie nun aber für den aus Spindelzellen zusammengesetzten Herzmuskel der Amphibien das Fehlen freier Nervenenden nachgewiesen und damit die eben angeführte Alternative aufgeworfen war, erhob sich dieselbe Frage auch für die analog aufgebaute glatte Muskulatur, und schon damals habe ich mir an verschiedenen Objekten bei Wirbeltieren (Gefäss-, Darm-, Blasenmuskulatur) Aufklärung darüber zu verschaffen gesucht, ob sich die am Herzen gewonnenen Resultate auch auf die übrige mesenchymatöse Muskulatur übertragen lassen. Doch führten diese Versuche damals zu keinem entscheidenden Resultate.

In einem andern Sinne hat später Bethe, dem meine Abhandlung entgangen war, in seinem Buche „Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems“ (Leipzig, Thieme, 1903) die Existenz kontinuierlicher Nervennetze im Herzmuskel des Frosches behauptet. Bei Bethe ist diese Frage verquickt mit der Annahme, dass die an den Endausbreitungen der marklosen Nervenbündel liegenden Kerne Kerne von Ganglienzellen seien, welch letztere durch netzförmige Anastomosen miteinander verbunden seien. Solche periphere Nervennetze sollen nach Bethe nicht bloss in der Muskulatur des Gefässsystems der Wirbeltiere, sondern insbesondere ausgebreitet auch bei gewissen wirbellosen Tieren, speziell bei Mollusken und Coelenteraten, vorhanden sein. Bei

den letzteren sollen sie geradezu das ganze Nervensystem ausmachen.

Wie man jetzt schon sieht und wie sich später noch klarer ergeben wird, deckt sich Bethes Darstellung keineswegs mit der meinigen. Immerhin enthielt sie den Hinweis darauf, dass sich diese Fragen vielleicht an der Muskulatur von Wirbellosen leichter entscheiden liessen, als an der Muskulatur der Wirbeltiere und weckte den Wunsch, eine vergleichend-histologisch-physiologische Studie an diesen vermutlich günstigeren Objekten durchführen zu können. Ein Aufenthalt an der Zoologischen Station zu Neapel zu Ostern 1904, welcher mir durch ein Reisestipendium aus den Mitteln der Albrechtstiftung in Leipzig ermöglicht wurde, bot mir Gelegenheit dazu.[1])

Bei der verhältnismässig kurzen Dauer meines Aufenthaltes in Neapel musste ich selbstverständlich unter den mannigfachen sich darbietenden Versuchsobjekten eine Auswahl treffen. Ich beschränkte mich daher, meiner ganzen Fragestellung entsprechend, von vornherein auf die Untersuchung von „Mesenchymmuskeln" im Sinne der Brüder Hertwig, und da ich das Glück hatte, sehr bald auf ein Untersuchungsobjekt zu stossen, das der histologischen wie physiologischen Prüfung gleich leicht zugänglich war, nämlich die Chromatophoren der Cephalopoden, so ist es begreiflich, dass ich der Untersuchung derselben hauptsächlich meine Zeit widmete. Daneben berücksichtigte ich die übrige Muskulatur dieser Tiere nur noch soweit, als ich es für die folgende-physiologische Untersuchung brauchte.

1. Die Innervation der Chromatophoren von Cephalopoden, insbesondere von Loligo.

Die Chromatophoren der Cephalopoden werden gebildet von pigmenthaltigen ein- oder mehrkernigen Zellen, welche unter dem Hauptepithel in den oberflächlichen Schichten des allseits von Muskelzügen durchflochtenen kutanen Bindegewebes liegen. Ihre Histologie und ihre Entwicklung hat in den letzten Jahren

[1]) Herrn Dr. Lo Bianco bin ich für die reichliche Versorgung mit Tiermaterial, den Herren Dozent Dr. Burian und Dr. Bauer, dem Leiter und dem zoologischen Beirat der physiologischen Abteilung, für ihre bereitwillige Unterstützung zu besonderem Dank verpflichtet.

durch die Untersuchungen von Solger,[1]) Steinach,[2]) H. Rabl[3]) und Chun[4]) eine ziemlich weitgehende Aufklärung erfahren. In der folgenden orientierenden Einleitung halte ich mich an die Angaben dieser Autoren, die ich, soweit sie für meine Untersuchungen in Betracht kommen, auch aus eigener Erfahrung bestätigen kann. Am Rande des Pigmentklümpchens setzen sich bei der vollentwickelten Chromatophore ringsherum mit verbreiterten Füsschen die sogenannten Radiärfasern an, über deren Natur, ob sie Bindegewebs- oder Muskelfasern seien, lange gestritten wurde. Die Frage ist in der letzten Zeit, insbesondere durch Steinach und H. Rabl, mittels histologischer und physiologischer Beweise wenigstens für die uns hier interessierenden Arten Loligo vulg., Sepia offic., Eledone mosch., Octopus endgültig im letzteren Sinne entschieden worden. Auf Grund der Tatsache, dass Nervenfasern an ihnen endigen, wurden sie auch von Solger und Chun für Muskelfasern gehalten. Ich kann hinzufügen, dass sie sich auch bei der vitalen Methylenblaufärbung ebenso verhalten wie glatte Muskelfasern, d. h. in solchen Fällen, in welchen Färbung der glatten Muskelzellen auftritt, was ja sehr häufig geschieht, ohne dass man die Bedingungen dafür recht in der Hand hat, färben sie sich in sehr schöner Weise ebenfalls blau.[5]) Nach einem solchen Methylenblaupräparate ist Fig. 1 auf Taf. XXI angefertigt worden, welche dazu bestimmt ist, die Ansatzverhältnisse der Muskelfasern an den Körper der Chromatophore und die weitgehende Überkreuzung der Radiärmuskeln benachbarter Chromatophoren zum Zwecke des unmittelbaren Vergleichs mit den Innervationsverhältnissen (Fig. 2) deutlich

[1]) Zur Kenntnis der Chromatophoren der Cephalopoden und ihrer Adnexa. Dies Arch., Bd. 53, S. 1, 1899.

[2]) Studien über die Hautfärbung und über den Farbenwechsel der Cephalopoden. Nebst Versuchen über die autogene Rhythmizität der Chromatophoren-Muskeln. Pflügers Arch. f. Physiol., Bd. 87, S. 1, 1901.

[3]) Über den Bau und die Entwicklung der Chromatophoren der Cephalopoden, nebst allgemeinen Bemerkungen über die Haut dieser Tiere. Sitzungsbericht d. Wiener Akad. d. Wiss., Mathem.-naturwiss. Klasse, Bd. 109, Abt. 3, S. 341, 1900.

[4]) Über die Natur und die Entwicklung der Chromatophoren bei den Cephalopoden. Verhandl. d. deutschen zoolog. Gesellsch. 1902, S. 162.

[5]) Eine solche, aber unvollständige „Imbibition“ der Radiärfasern mit dem Farbstoff hat schon Solger beobachtet.

zu machen. „Jede der Radiärfasern besteht aus einer protoplasmatischen Masse, mit einem gegen das basale der Chromatophore zugewandten Ende hin verschobenen Kern. Diese Masse wird von einer . . . . stark lichtbrechenden Wand umfasst. An der Insertionsstelle des Muskels an die Chromatophore zeigt sich, dem Kern entsprechend, eine leichte konische Anschwellung“ . . . (Solger, l. c. S. 11). Die stark lichtbrechende Substanz der Radiärfasern ist aber nicht ganz homogen, sondern besitzt nach Steinach (l. c. S. 8) eine echte fibrilläre Längsstreifung. Die Radiärfasern setzen sich nicht voneinander isoliert an den Pigmentkörper an, vielmehr gehen ihre verbreiterten konischen Enden mit denen der benachbarten Fasern Verbindungen ein, welche sich Farbstoffen gegenüber ebenso verhalten, wie die Muskelfasern selbst. Durch diese Verbindung sämtlicher Radiärfasern einer Chromatophore „entsteht eine zusammenhängende muskulöse Zone, welche dicht anliegend den Äquator der Pigmentplatte gürtelartig umspannt und auch auf deren Ober- und Unterfläche etwas übergreift“ (Steinach l. c. S. 9). Am distalen, vom Pigmentkörper der Chromatophore abgewandten Ende verschmälern und verästeln sich die Radiärmuskeln, und ihre Enden gehen, wie sich bei näherer Betrachtung zeigt, in Bündel von Hautmuskelfasern über, welche die Haut allenthalben durchziehen. „Es hat oft den Anschein, dass eine Verschmelzung stattfinde . . ., aber als ganz sicher kann in diesen Fällen angenommen werden, dass eine innige Anlehnung der Radiärfasern an die Hautmuskulatur besteht (Steinach, l. c. S. 11). Ich füge hinzu, dass man auch bei Methylenblaufärbung mitunter die büschelförmige Verästelung der Radiärfasern beobachtet, wobei sie isoliert gefärbt sind, während die Hautmuskelzellen, an welche sie sich anlegen, ungefärbt bleiben. Es ist dies dasselbe Verhältnis, das man auch sonst bei der vitalen Methylenblaufärbung glatter Muskeln findet. So kann man z. B. auch in der Mantel- und Flossenmuskulatur von Cephalopoden diese isolierte Färbung einzelner Muskelzellen beobachten, während die dicht daneben liegenden ganz ungefärbt bleiben. Ebenso verhält es sich mit den spindeligen oder verästelten nebeneinander liegenden Elementen des Herzmuskels der Amphibien (auch im Vorhofe des Herzens von Octopus habe ich dasselbe gesehen). Bezüglich weiterer Details über die Verästelung des distalen Endes der

Radiärfasern muss ich auf Steinachs Darlegungen verweisen. Nach diesen und nach eigenen gelegentlichen Beobachtungen möchte ich glauben, dass bezüglich der Endverästelungen starke Variationen vorhanden sind. Aus solchen Verschiedenheiten, je nach der Spezies, ist es wohl auch zu erklären, dass Chun bei Bolitaena keine distalen Verästelungen der Radiärmuskeln auffand.

Sehr beachtenswert für die physiologische Untersuchung ist die ausserordentlich reichliche Überkreuzung der Radiärmuskeln benachbarter Chromatophoren. So überkreuzen sich in der Mitte der Fig. 1 auf Taf. XXI die Radiärmuskeln von vier Chromatophoren. Diese Verfilzung kann, wie Steinach ausführt, leicht zu Täuschungen Veranlassung geben, indem Radiärmuskeln benachbarter Chromatophoren miteinander zu verschmelzen scheinen, während sie in Wirklichkeit übereinander wegziehen. Mir ist aufgefallen, dass die Länge der Radiärfasern bei den verschiedenen nebeneinander liegenden Chromatophoren sehr variiert, wie dies schon Fig. 1 zeigt. Bei Sepia und Loligo finden sich insbesondere einzelne dunkle Chromatophoren mit sehr langen Radiärmuskeln, welche ziemlich vereinzelt mitten zwischen kurzfaserigen darinnen liegen.

Die Innervation der Chromatophoren ist mit Hilfe der neueren Nervenfärbungsmethoden von Joubin [1]) und Solger (l. c.) untersucht worden. Samassa [2]) hat die Nervenversorgung der Chromatophoren an mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten, Phisalix [3]) an Pikrokarminpräparaten, Chun (l. c.) neuerdings bei einer durchsichtigen Tiefseeform (Bolitaena) an Flemming-Präparaten ohne jede Färbung beobachtet. Ich möchte die älteren Angaben von Joubin und Phisalix hier nicht weiter reproduzieren, sondern verweise diesbezüglich auf die eingehende Kritik in der Abhandlung von Solger; Samassa sah (bei Loligo marmorata) bloss ein Herantreten von Nervenfasern an den Chromatophorenkörper, nicht aber an die Radiärfasern.

Von den neueren Abhandlungen sind sehr wichtig zunächst die Angaben von Solger. Er sah bei der vitalen Methylenblau-

[1]) Recherches sur la coloration de tégument chez les Céphalopodes. Arch. de zool. expér., 2me série, 10, p. 277, 1892.

[2]) Bemerkungen über die Chromatophoren der Kephalopoden. Verh. d. naturwiss.-mediz. Vereins z. Heidelberg (2), 5, S. 133, 1893.

[3]) Structure et développement des chromatophores chez les Céphalopodes. Arch. de physiol. norm. et pathol., 5me série, vol. 4, p. 445, 1892.

färbung an den Radiärmuskeln (von Rossia makrosoma, Loligo vulgaris und Sepiola Rondeletii) in der Nähe des Chromatophorenkörpers variköse Linien oder Körnchenreihen. Die Körnchen waren entweder kugelig oder es zeigten sich Figuren von komma-, haken- oder schlingenförmiger Gestalt, was darauf hindeutete, dass die hier teilweise gefärbte Nervenfaser geschlängelt verlief. Die so gestalteten Körnchenreihen oder varikösen Fäden hörten zumeist in einiger Entfernung vom Pigmentkörper auf. Bezüglich der eigentlichen Endigungen spricht sich Solger sehr zurückhaltend aus: „Ich lasse übrigens . . . . die Frage ausdrücklich noch offen, ob es mir bei den von mir ausgeführten Methylenblauversuchen gelungen ist, die Nervenfädchen nun auch bis zu ihrer allerletzten Endigung zu verfolgen."

Die Beobachtungen von Chun über Nervenendigungen an ungefärbten Präparaten beziehen sich zunächst auf Entwicklungsstadien von Chromatophoren. Sobald die Radiärfasern bei ihrem Auswachsen den Durchmesser der Zelle um das zwei- bis dreifache an Länge übertreffen, kommen sie in Kontakt mit feinen Nervenstämmchen der Haut, und dann bilden sich Nervenendigungen an den Radiärmuskeln aus, welche die denkbar verschiedenartigsten Bilder zeigen. „Am häufigsten kommt vor, dass das Ende einer Radiärfaser an ein Nervenstämmchen stösst und nunmehr breit in dasselbe übergeht. Eine scharfe Grenze lässt sich in dieser meist dreieckig gestalteten kleinen Endplatte weder für die Radiärfaser noch für den Nerven nachweisen." Es können aber auch zwei, ja selbst drei Radiärfasern an dasselbe Nervenstämmchen stossen und jedesmal sich leicht verbreiternd mit demselben verschmelzen. Als wesentlichen Punkt seiner Befunde hebt Chun hervor, dass „einerseits ausschliesslich eine Innervierung der Radiärfasern, niemals aber eine solche des Zellkörpers zu beobachten ist, und dass andererseits auch nicht eine einzige Chromatophore anzutreffen war, bei der nicht wenigstens ein Ausläufer mit einem Nerven in Verbindung gestanden hätte" (l. c. S. 176).

An den Fasern voll entwickelter Chromatophoren sind die Nervenendigungen „durchaus nicht so leicht wahrzunehmen, wie an den jüngeren Stadien. Nur selten vermag man mit aller Schärfe nachzuweisen, dass ein über sie hinweggleitendes Nervenstämmchen auch tatsächlich eine Verbindung mit der unterliegenden

Faser eingeht". Diese Verhältnisse bei den entwickelten Chromatophoren werden von Chun durch eine Textfigur (Fig. 3, S. 170) illustriert, in welcher ein stärkerer Nervenast abgebildet ist, „der mit seinen Verzweigungen ein Endnetz bildet". „An der Stelle, wo die feineren Äste" eines solchen Nervenstämmchens „sich gabeln, ist eine gewöhnlich dreieckig gestaltete plattenförmige Verbreiterung ausgebildet, in der die ovalen, fein granulierten Kerne, bisweilen aber auch homogene, stark lichtbrechende Kerne, gelegen sind" (l. c. S. 171).

Resumieren wir von all diesen Angaben das, was für die folgende Darstellung hauptsächlich in Betracht kommt, so sprechen Samassa, Phisalix und Joubin von Endigungen der Nerven am Körper der Chromatophoren, was aber von den späteren Untersuchungen nicht bestätigt wurde. Solger sah an den Radiärmuskeln gerade oder geschlängelt verlaufende Nervenfasern, deren Färbung meist vor dem Pigmentkörper der Chromatophoren aufhörte, über deren eigentliche Endigung er aber nichts aussagen konnte. Auch Chun sah jedenfalls das Herantreten von Nervenfasern an die Radiärmuskeln und an der Vereinigungsstelle eine so innige Aneinanderlagerung, dass eine Grenze zwischen Nerv und Muskel am ungefärbten Präparate nicht mehr wahrzunehmen war. Ausserdem bildet Chun noch ein peripheres Nervennetz mit Kernen an den Verzweigungsstellen ab.

Für meine eigenen histologischen Untersuchungen, die mit der vitalen Methylenblaumethode ausgeführt wurden, erwies sich als das geeignetste Objekt die Haut von Loligo vulgaris. An den Chromatophoren von Sepia officinalis bekommt man zwar bei der vitalen Methylenblaubehandlung auch manchmal Nervenfärbungen, aber nie so gut wie bei der erstgenannten Spezies. Die Herstellung der Präparate ist die denkbar einfachste. Unmittelbar nach dem Tode des Tieres zieht man die Haut in grossen Stücken ab und wirft sie in eine verdünnte Lösung von Ehrlichs rektifiziertem Methylenblau in Seewasser.[1]) Nach

[1]) Leider habe ich auf die genaue Feststellung der Konzentration der Lösung (etwa $^{1}/_{60}$ %) kein besonderes Augenmerk gerichtet, sondern mich an meine Erfahrung über die für andere Objekte günstige Farbe der Lösung gehalten. Übrigens hängt das Gelingen der Färbung wohl auch nicht so sehr von der Konzentration der Lösung, als vielmehr vom mehr oder weniger frischen Zustand des Objektes ab.

20—30 Minuten nimmt man ein Hautstück aus der Lösung, breitet es auf einem Objektträger aus und sieht nach, ob sich an der Luft allmählich die Nerven färben. Sobald man auf diese Weise durch Probieren den richtigen Zeitpunkt ermittelt hat, breitet man nunmehr alle Stücke auf Glasplatten an der Luft aus und wartet ab, bis die Nerven sich intensiv blau gefärbt haben. Da der Luftsauerstoff in die Haut rasch eindringt, bekommt man die Färbung bald. Die Schwierigkeiten beginnen erst beim Versuche, die Färbung zu fixieren. Nach der Methode von Bethe durch Behandeln mit Ammoniummolybdat in der Kälte habe ich viele Präparate verloren. Es erwies sich daher immer noch am zweckmässigsten, nach der Methode von Arnstein und Dogiel mit Ammoniumpikrat zu fixieren und die Präparate sodann in einem Gemisch von Glyzerin und gesättigter Ammoniumpikratlösung zu gleichen Teilen aufzuhellen. Leider haben sich auch so meine Präparate nicht alle gleich gut gehalten, sondern einige, von denen ich Zeichnungen schon auf dem internationalen Physiologenkongress zu Brüssel im September 1904 demonstriert habe, sind inzwischen stark abgeblasst. Andere Präparate sind dagegen jetzt noch gut erhalten und es besteht daher die Hoffnung, dass sie es noch längere Zeit bleiben.

Wenn man an einem gut gelungenen Methylenblaupräparate mit schwacher Vergrösserung auf die Chromatophorenschicht der Haut einstellt, so ist man zunächst überrascht von dem verwirrenden Reichtum an feinsten Nervenfasern (vergl. Fig. 2 auf Taf. XXI), der dem in der Herzmuskulatur der Amphibien in keiner Weise nachsteht, und unwillkürlich erhebt sich da die Frage, ob denn das wirklich alles Nervenfasern sind. Wir wissen ja durch S. Mayer,[1]) was sich alles mittels der „vitalen“ Methylenblaumethode färben lässt, und es ist besonders darauf hinzuweisen, dass, abgesehen vom Bindegewebe, sehr häufig sich auch glatte Muskelfasern färben, und dass deren Verästelungen oft täuschend ähnliche Bilder liefern wie die Nervenfasern. Der erwähnte Zweifel liess sich nun in meinen Präparaten — ganz abgesehen von dem charakteristisch varikösen Aussehen der nervösen Endverästelungen — vollkommen sicher beseitigen, weil an verschiedenen Stellen nicht bloss die Endverzweigungen, sondern

---

[1]) Beiträge zur histologischen Technik. I. Die Methode der Methylenblaufärbung. Zeitschrift f. wiss. Mikrosk., Bd. 6, S. 422, 1889.

auch die dickeren marklosen Nervenfasern gefärbt waren und weil sich hier ganz unzweifelhaft der Ursprung der Endästchen aus den grösseren Nervenfasern feststellen liess (vergl. Fig. 3 auf Taf. XXI). Betrachtet man die dickeren Nervenfasern bei sehr starker Vergrösserung (Immersion), so nimmt man an manchen Stellen mehr oder weniger deutlich eine feine, wellige Längsstreifung wahr, als Ausdruck der fibrillären Struktur derselben. Eine scharfe Differenzierung der einzelnen Fibrillen aber, das ist für spätere Überlegungen zu konstatieren wichtig, ist in meinen Methylenblaupräparaten nicht vorhanden, es ist ausser den Fibrillen auch die Zwischensubstanz mitgefärbt.

Die dickeren Nervenfasern der Stämmchen verzweigen sich auf ganz ausserordentlich weite Strecken hin, und sie bilden mit ihren Teilästen ein Geflecht, von welchem die Teiläste b, c und d der Fig. 3 auf Taf. XXI nur eine sehr schwache Vorstellung geben. Denn hier sind nur zwei Nervenfasern (eine breite und eine feine) aus dem ganzen Nervenbündel gefärbt, während sonst mehrfach eine ganze Anzahl von breiten, zu einem solchen Geflecht vereinigten Nervenfasern gefärbt sind. Wir können diesen Plexus, der zumeist von breiteren, sich vielfach teilenden, nicht varikösen Nervenfasern gebildet wird, nach Analogie mit den bekannten Verhältnissen in der glatten Muskulatur der Wirbeltiere als den Grundplexus bezeichnen. Seine Anordnung steht in keiner nachweisbaren Beziehung zur Anordnung der Muskelfaserzüge. Am stärksten entwickelt ist er in der Gegend der Einstrahlung der Chromatophorennerven in die Haut, und er stellt demnach die allmähliche Aufteilung und Ausbreitung der Nerven innerhalb ihres Innervationsgebietes dar (vergl. darüber den physiologischen Teil dieser Untersuchungen, der gleichzeitig in Pflügers Archiv erscheint).

Von diesem Grundplexus gehen nun als kollaterale Seitenabzweigungen stärkerer, oder als Endverzweigung feiner schon im Grundplexus enthaltener Nervenfäserchen zarte Fädchen ab, welche ebenfalls sehr häufig zu Bündelchen vereinigt sind. Diese bestehen aber diesmal nur aus feinen, zumeist varikösen Nervenfäserchen, die sich in vollständig wirrer Weise durcheinander flechten. Hat man günstige Stellen des Präparats, so sieht man bei starker Vergrösserung und enger Blende, dass diese Bündelchen variköser feinster Nervenfasern an Bündeln von Hautmuskelfasern

entlang laufen, stellenweise auch zwischen dieselben eindringen. Diese Nervenfäserchen geben also in ihrem Verlauf die Anordnung der Muskulatur wieder, und wir müssen sie demnach als das Analogon jener Geflechte betrachten, welche in der glatten und der ihr verwandten Muskulatur der Wirbeltiere als intramuskulärer Plexus bezeichnet wird. Ziehen wir z. B. die Verhältnisse im Amphibienherzen zum Vergleich heran, so unterscheidet sich auch dort der intramuskuläre Plexus vom Grundplexus durch das charakteristisch verschiedene Verhalten der Verlaufsrichtung der Nerven: „Während die Richtung der Bündel im Grundplexus im allgemeinen unabhängig ist von der Anordnung der Muskulatur, halten die Fäden des intramuskulären Plexus im ganzen und grossen die Richtung der Muskelbündel ein, indem sie lange Strecken den einzelnen Muskelzellen parallel laufen, wobei sie allerdings gelegentlich umbiegen oder seitlich abschwenken, um sich zwischen andere Muskelzellen einzuschieben, oder gar auf benachbarte oder kreuzende Muskelbündel überzugehen“ (S. 95 meiner oben S. 362 zitierten Abhandlung). Ich füge hier berichtigend hinzu, dass sogar schon die letzten Worte bloss für jene oberflächlichsten Nervenfasern zutreffen, welche Gerlach als perimuskulären Plexus bezeichnet hat und die man eigentlich noch als allerletzte Verzweigung des Grundplexus auffassen muss, sodass also die Differenz sogar noch schärfer zu formulieren ist, als ich es früher getan habe.

Nur ein Unterschied ist mir beim Vergleich der beiden Objekte aufgefallen. An den Hautmuskelzügen der Cephalopoden finde ich die Nervenbündel mehr oberflächlich den Muskelzügen anliegend, während die Herzmuskelzüge durch und durch von Nervenfädchen durchsetzt waren. Indessen beruht dieser Unterschied vielleicht auf der Verschiedenheit der Untersuchungsmethoden. Die Golgi-Imprägnation bringt die Nervenfasern in der ganzen Dicke des Muskelzugs gleichmässig zur Anschauung, während die Methylenblaufärbung auch schon beim Froschherzen hauptsächlich die oberflächlichen Nerven betrifft, in viel geringerem Grade die etwas tiefer liegenden. Wenn es also vielleicht nur der Mangelhaftigkeit der Methode zuzuschreiben ist, dass die Nerven an den Hautmuskelzügen der Cephalopoden nicht intramuskulär, sondern mehr oberflächlich, perimuskulär, erscheinen, so möchte ich doch vorläufig, bis die Sache auf andere Weise

geklärt ist, den Ausdruck „intramuskulärer Plexus“ vermeiden und bloss von einem Endplexus sprechen.

Es ist keineswegs immer leicht, die Grenze zwischen Grundplexus und Endplexus festzustellen, wenn man sich nicht an das eben gegebene Kriterium der Übereinstimmung des Verlaufs von Nerv und Muskel halten kann. Denn es ist zu berücksichtigen, dass der Grundplexus an jenen Hautstellen, welche von der Einstrahlung der Hautnerven am entferntesten liegen, infolge der häufigen Teilung der Nervenfasern ebenfalls nur noch aus feinen Fädchen zusammengesetzt ist. Nun sind zwar die Fasern des Endplexus zumeist mehr oder weniger varikös, sehr selten auf längere Strecken hin ganz glatt, während dem Grundplexus wohl variköse Fädchen beigemischt sein können, die glatten Fasern dagegen die überwiegende Mehrzahl bilden. Als durchgreifendes Unterscheidungsmerkmal kann man aber die Varikosität der Nervenfasern nicht benützen. Übrigens besteht auch hierin eine Ähnlichkeit mit den Nerven des Froschherzens insofern, als die Varikositäten dort ebenfalls am häufigsten die Fäden des intramuskulären Plexus betrafen, eine ganz allgemeine Regel darüber sich aber auch dort nicht aufstellen liess (vergl. dazu meine auf S. 362 zitierte Abhandlung, S. 106, Anm. 2).

Infolge des grossen Reichtums der Cephalopodenhaut an sie kreuz und quer durchflechtenden Muskelzügen bringt nun ein Präparat, in welchem die Nervenfasern des Endplexus mitgefärbt sind, mit schwacher Vergrösserung die schon erwähnte verwirrende Menge feinster Nervenfasern zur Ansicht, die von Fig. 2 auf Tafel XXI einigermaßen wiedergegeben wird. Aus diesem Gewirr treten aber diejenigen Nervenfasern, welche die Radiärmuskeln der Chromatophoren begleiten, infolge ihrer charakteristischen Anordnung kräftig hervor. Sehen wir in dem Übersichtsbild der Fig. 2 von allem anderen ab und fassen nur die in der Mitte liegende Chromatophore ins Auge, so erkennen wir, besonders beim Vergleich mit Fig. 1, dass jede Radiärmuskelfaser in ihrer ganzen Länge begleitet ist von mindestens einem Nervenfaden, so dass man aus dem blossen Bilde der Nervenfärbung mit grosser Genauigkeit die Anordnung der Radiärmuskeln wiedererkennen kann. Die Nervenfasern verlaufen hier, wo die Chromatophore nicht expandiert ist, die Muskelfasern also nicht kontrahiert sind, ziemlich geradlinig, sehr wenig ge-

schlängelt. An stark expandierten Chromatophoren, deren Muskelfasern also im Kontraktionszustand fixiert sind, sind sie dagegen oft sehr stark geschlängelt (vergl. Fig. 3 auf Taf. XXI, Stelle e). In der Nähe des Körpers der Chromatophore, in der Gegend ungefähr, wo sich die Muskelkerne befinden, pflegt die Färbung der die Radiärfasern begleitenden Nerven sehr blass zu werden und zumeist, besonders in den weniger gelungenen Präparaten, ganz aufzuhören. In solchen Fällen, insbesondere auch, wenn das Endstück stark geschlängelt ist (wie an Stelle e in Fig. 3), erkennt man sofort die von Solger abgebildeten Verhältnisse wieder, nur dass hier die Nervenfäden in ihrer Kontinuität, nicht wie in den Präparaten von Solger nur in kurzen Stücken, gefärbt sind. In dieser Beziehung liefern also meine Präparate die völlige Bestätigung der Feststellungen von Solger. In mehreren Punkten aber gehen sie darüber hinaus. Ist nämlich die Färbung der Präparate besonders gut, so sieht man, dass das Aufhören der Färbung am Chromatophorenkörper keineswegs auf eine Endigung der Nervenfasern zu beziehen ist. Vielmehr lassen sich die Chromatophorennerven an den besten Präparaten längs der Radiärfasern bis an den Chromatophorenkörper heran verfolgen, und dort biegen sie nach der Seite ab und verbinden sich guirlandenförmig mit den Fasern der benachbarten Radiärfasern. Dabei geben sie genau die Form der Einbuchtungen zwischen den einzelnen Radiärmuskelansätzen wieder (man vergl. miteinander Fig. 1 und 2, sowie Fig. 4). Es kann ganz gut an einer und derselben Chromatophore die Färbung an einer Stelle der Umgebung vollständiger sein als an anderen. So zeigt Fig. 2 alle Übergänge von vollständiger Färbung mit geschlossener Guirlande bis zum gänzlichen Aufhören der Färbung, bevor der Chromatophorenkörper erreicht ist. Für den, welcher das kapriziöse Verhalten der Methylenblaufärbung kennt, wird die Beurteilung der Sachlage keine Schwierigkeiten haben. Es sind offenbar in der Nähe des Chromatophorenkörpers besonders schlechte Bedingungen für das Zustandekommen der Färbung gegeben. Die Folge davon ist, dass man nur ausnahmsweise vollständigere Färbungen erhält, in der Regel dagegen die Färbung ausbleibt. Unter diesen Umständen hat man sich einzig an die bestgelungenen Präparate mit möglichst vollständiger Färbung zu halten, und diese zeigen eben, dass die

die Radiärfasern begleitenden Nervenfädchen an der Chromatophore kein Ende finden, sondern schlingenförmig in die benachbarten Nervenfäden hineinlaufen. Die bisher dargestellten freien Enden dieser Nerven sind also Kunstprodukte.

Betrachten wir nun diese Präparate mit starker Vergrösserung, so erkennen wir zunächst die jetzt sichtbare Längsstreifung der Radiärfasern und sehen, dass die Nervenfasern stets in unmittelbarer Berührung an ihnen entlang laufen. Auch die guirlandenförmigen Schleifen liegen der längsgestreiften Muskelsubstanz dicht an, wobei die Längsstreifung an diesen Stellen in derselben Weise wie die Nervenschlingen bogenförmig mit der Konkavität nach aussen von einer Radiärmuskelfaser zur andern hinstreicht (vergl. Fig. 4 auf Taf. XXI).

Solger bildet in Fig. 3 seiner Abhandlung die Nervenschlingen teilweisn in einiger Entfernung von der Kontur der Radiärfaser ab. Ich habe das Abbiegen einer einzigen kurzen Nervenschlängelung von der Radiärfaser nur einmal beobachtet, sonst stets dichtes Anliegen, wie dies auch Solger in Fig. 4 A und B wiedergibt.

Die Nervenfasern selbst bieten nun bei dieser starken Vergrösserung ein höchst merkwürdiges Bild: Im ganzen präsentieren sie sich als blassviolette Stränge, in denen stellenweise auf kürzere oder längere Strecken hin eine ungemein mannigfaltig gekräuselte, scharf dunkel gefärbte Linie auftritt (vergl. Fig. 4). Man hat mitunter direkt den Eindruck, als ob sich ein ausserordentlich verschlungener feiner Faden in einer blass gefärbten Grundsubstanz befände, und man kommt so zunächst auf den Gedanken, dass man hier eine intensiv tingierte Neurofibrille innerhalb einer protoplasmatischen Grundmasse vor sich habe. Das war eine Zeit lang auch meine Meinung und ich habe sie auf der Meraner Naturforscherversammlung bei einer Diskussionsbemerkung auch öffentlich ausgesprochen.[1]) Ein genaueres Studium der Präparate hat mich indes darüber belehrt, dass diese Auffassung falsch war. Bei Verwendung stärkster Vergrösserungen sieht man nämlich, wie schon angedeutet wurde, an besonders gut gefärbten Stellen, dass dieser Faden keineswegs kontinuierlich durch die blass gefärbte Grundmasse, wenn auch noch so geschlängelt, weiterzieht, sondern dass er nur von Stelle zu Stelle auftritt (Fig. 5 auf Taf. XXI). Sehr häufig erweist sich der dunkle Strich als Begrenzung eines kleinen Knöpfchens, und wenn man genau

[1]) Verhandl. d. Naturf.-Vers. zu Meran, 1905, 2. Teil, 2. Hälfte, S. 418.

zusieht, so löst sich die blass gefärbte Grundmasse überhaupt in eine Summe von aneinander gereihten violetten Tröpfchen auf, auf oder neben denen vorüber oder auch zwischen denen hindurch manchmal ein fädiges Gebilde zieht. An manchen Stellen sieht man auch zwei solche scharfe Fäden nebeneinander von einer Tröpfchenmasse zur nächsten ziehen.

Die Lösung des Problems ergibt sich, wenn man den Nerven nach dem distalen Ende der Radiärfaser hin verfolgt. Früher oder später sieht man dann, dass die vorher so wirre Masse von Tröpfchen und Strichen sich auflöst in ein Bündel von drei, vier oder mehr einzelnen scharfen Fädchen, welche stellenweise unterbrochen sind durch blasser gefärbte Varikositäten, die eventuell noch einen scharfen Kontur besitzen, der wie ein Faden aussehen kann. Man vergleiche dazu Fig. 6 auf Tafel XXI, wo eine distalere Stelle des in Fig. 5 dargestellten Nervenbündels wiedergegeben ist. Es besteht demnach eine solche scheinbar einheitliche Nervenfaser in der Nähe des Chromatophorenkörpers aus dem Zusammentreffen einer Anzahl stark variköser Fasern, die man nur an vereinzelten Stellen, wo sie etwas weiter voneinander entfernt sind, gesondert sehen kann, während sie sonst ein ausserordentlich kompliziertes Gesamtbild geben, das sich aus den blass gefärbten Varikositäten und den dunkler gefärbten nicht varikösen Partien der einzelnen im Bündel eng zusammenliegenden Nervenfädchen unentwirrbar zusammensetzt. Dass dies wirklich richtig ist, ergibt sich ferner aus der Beobachtung anderer Radiärfasern mit spärlicherer Nervenfärbung, wo es vorkommen kann, dass tatsächlich bloss eine einzige Nervenfaser von dem Charakter der aufgesplitterten Einzelfädchen der eben beschriebenen Faserbündel an der Muskelfaser entlang zieht. Dann hat man nicht das komplizierte eben geschilderte Bild, sondern einen einfachen scharfen Faden, der von Stelle zu Stelle in etwas schwächer gefärbte Varikositäten übergeht, wie gesagt, dasselbe, was man in Fig. 6 an jedem einzelnen Faden des Bündels auch beobachten kann. Man kann demnach sehr wohl bei starker Vergrösserung einzelne Nervenfasern von einem derartigen Bündel unterscheiden, aber es ist nicht möglich, in einem solchen Bündel die einzelnen Nervenfädchen isoliert zu verfolgen.

Diese dichte Aneinanderlagerung mehrerer Nervenfädchen, sodass der Eindruck eines einzigen Nerven erweckt wird, ist mir freilich, trotzdem ich

mich anfangs habe täuschen lassen, nichts Neues. Dasselbe habe ich schon am Froschherzen von den Fasern des intramuskulären Plexus beschrieben (l. c. S. 100): Immer und immer wieder wird man darauf stossen, „dass zwei Nervenfasern sich eine Strecke weit so eng aneinander legen, dass man sie nur gelegentlich kleinerer Biegungen voneinander sondern kann.“ Dort waren es allerdings Golgipräparate, die ich daraufhin durchmusterte, und diese bieten, vorausgesetzt, dass sie rein sind, der Deutung keine solchen Schwierigkeiten wie die Methylenblaupräparate, weil die Imprägnation eine mehr gleichmässige Schwärzung bedingt, kein solches Abwechseln blasser und stärker gefärbter Partien, wie die Methylenblaufärbung.

Wenn man nun aber weiss, dass eine solche scheinbar einfache Nervenfaser, welche an der Radiärfaser entlang zieht, in Wirklichkeit ein Bündel von mehreren Einzelfädchen darstellt, so wird man auch mit einem ganz anderen Urteil an die Verzweigung dieser Nerven in der Nähe des Chromatophorenkörpers herangehen. Wenn wir hier nämlich eine Teilung einer solchen nur scheinbar einfachen Nervenfaser finden, so ist es damit keineswegs ausgemacht, dass ihr nun auch wirklich die Teilung einer Nervenfaser zugrunde liegt, sondern es ist ebensowohl möglich, dass es sich dabei nur um ein Abschwenken einer vorher im Bündel enthaltenen Einzelfaser handelt. Danach ist also z. B. der Fall zu beurteilen, dass von dem eine Radiärfaser begleitenden Nervenzug Schlingen zu beiden benachbarten Radiärfasern abgehen. Ich habe dies übrigens nicht oft gesehen (ob bloss wegen ungenügender Nervenfärbung, ist fraglich). Ebenso steht es mit dem häufigen Vorkommen von kurzen Reiserchen, welche von einem Nervenzug abzweigen, noch eine kurze Strecke an der Radiärfaser entlang laufen und dann entweder ganz allmählich blasser gefärbt sind und schliesslich sich von der Umgebung nicht mehr unterscheiden, oder deren Färbung ganz plötzlich abbricht. Dass wir es hier mit der wirklichen Endigung einer Nervenfaser oder des Teilastes einer solchen zu tun haben, ist ausserordentlich unwahrscheinlich. In dem ersterwähnten Falle, wenn die Färbung immer blässer wird (wie in Fig. 4 auf Taf. XXI an der Stelle c), ist das eigentlich ganz selbstverständlich. Streiten könnte man nur in dem zweiten Falle, wie er z. B. durch die Stellen d derselben Figur repräsentiert wird. Wenn man sich aber vergegenwärtigt, wie häufig das Abbrechen der Färbung in der Nähe des Chromatophorenkörpers ist, so wird man es gewiss auch hier für viel wahrscheinlicher halten, dass die Faser d in unserem Falle ebenfalls weiter zieht, und nach Analogie mit

den vollständigeren Färbungen in der Umgebung wird man wohl annehmen können, dass die Enden c und d nichts anderes sind als eine unvollständig gefärbte Schleife zwischen den Nervenzügen der beiden benachbarten Radiärfasern. So aufgefasst, liefert diese Stelle auch ein Beispiel für den erst besprochenen selteneren Fall der Abschwenkung eines Nervenfaserzuges zu beiden benachbarten Radiärfasern. Sozusagen das Gegenbild dazu findet sich an Stelle f derselben Figur, wo die Schleife gefärbt ist, nicht aber die Fortsetzung derselben an der Faser, welche vermutlich zum Nervenzug e hinüberführte. Hier wird wohl niemand daran zweifeln, dass das Ende bei f keinem Aufhören der Nervenfasern, sondern bloss einem noch dazu ganz allmählichen Aufhören der Färbung entspricht.

Immerhin, selbst wenn man einen solchen Schluss für viele Fälle zulässt, für alle lässt er sich nicht beweisen, und man muss daher immer noch eine Möglichkeit ins Auge fassen, welche das schleifenförmige Umbiegen der Nervenfasern am Chromatophorenkörper mit dem Vorhandensein freier Nervenenden in Übereinstimmung zu bringen gestattet Es könnte nämlich sein, dass sich die Schleifen der benachbarten Radiärnerven (so will ich die die Radiärmuskeln begleitenden Nervenbündel kurz nennen) am Chromatophorenkörper bloss durchflechten und dass einzelne Fädchen eines Radiärnervenbündels erst an den benachbarten Radiärmuskeln in der Nähe oder in einiger Entfernung vom Chromatophorenkörper frei endigen. Ausschliessen lässt sich diese Annahme nur dann, wenn man Fälle findet, in welchen an beiden Radiärmuskeln wirklich nur eine einzige Nervenfaser klar verfolgt werden kann. Ich besitze nun in der Tat einige wenige solche Stellen in meinen Präparaten, in welchen dies mindestens in der Nähe des Chromatophorenkörpers der Fall ist. Ich will ganz offen lassen, ob hier wirklich nur eine einzige Nervenfaser an den Radiärmuskeln vorhanden war, gefärbt war nur eine Faser, und diese zeigt auch das schlingenförmige Umbiegen und zieht in der Tat, ohne zu endigen, wieder von der Chromatophore weg. Das ist entscheidend, und wir können es daher als sichergestellte Tatsache betrachten, dass in Fällen sehr guter Färbung die Radiärnervenfasern nicht in der Nähe des Chromatophorenkörpers endigen, sondern wenn sie hier angelangt sind, wieder umbiegen und am nächsten Radiärmuskel entlang zurück-

laufen. Dass sich alle Radiärnervenfasern so verhalten, lässt sich natürlich daraus nur mit grosser Wahrscheinlichkeit erschliessen, nicht direkt erweisen. Möglich, wenn auch äusserst unwahrscheinlich wäre es schon, dass ausser den schleifenförmig umkehrenden Nervenfasern auch noch andere vorhanden sind, welche wirklich endigen. Ich selbst möchte mich freilich nicht zu dieser Annahme entschliessen, denn dies würde doch ganz aus der Analogie herausfallen. Wir müssen uns erinnern, dass das Resultat, das wir hier infolge der bekannten Mängel der Methylenblaumethode nur für einige Fälle ad oculus demonstrieren konnten, in der Herzmuskulatur der Amphibien mit viel grösserer Allgemeinheit bewiesen werden kann. Die Sache liegt demnach so: Im Herzmuskel der Amphibien fehlen bei reichster Golgiimprägnation freie Nervenenden ganz, folglich laufen die Endäste der Nervenfasern ineinander über. Je unvollständiger die Imprägnation, desto mehr scheinbare freie Enden treten auf. An den Radiärmuskeln der Chromatophoren lässt sich dieses schlingenförmige Ineinanderlaufen bei guter Methylenblaufärbung direkt erweisen, bei unvollständiger Färbung treten auch hier nur freie Endigungen in der Nähe der Chromatophore auf. Ich glaube keiner Opposition zu begegnen, wenn ich daraus den Analogieschluss ziehe, dass allgemein auch an den Chromatophoren die Nervenfasern schlingenförmig miteinander anastomosieren, und dass das Abbrechen der Färbung in der Nähe des Chromatophorenkörpers nur scheinbare freie Endigungen vortäuscht.

Freilich wäre es möglich, dass auch diese weitestgehenden Färbungen, welche ich bisher erhalten habe, noch nicht ganz vollständig alle nervösen Elemente sichtbar machen. Es lässt sich nicht ausschliessen, dass vielleicht von den gefärbten Nervenendschlingen noch ungefärbte seitliche Ästchen abgehen, die ihrerseits an oder in der Substanz der Muskelzelle frei endigen. Ein Beweis dafür ist allerdings an unseren Präparaten nicht zu erbringen. Die ganz blass gefärbten seitlichen Schleifen und Fädchen an den Stellen a und b der Fig. 4 auf Taf. XXI, welche von der Nervenschlinge ab über die Muskelsubstanz in der Nähe des Chromatophorenkörpers hin verfolgt werden können, sind wohl nichts anderes als Schlingenbildungen der einzelnen Fädchen des Nervenbündels, dessen Elemente hier auseinander weichen, und wenn eines davon frei zu endigen scheint, so kann das ganz wohl

auf dem Aufhören der ohnehin sehr blassen Färbung beruhen. Man muss die Möglichkeit des Abgehens seitlicher Ästchen von den Nervenschlingen eigentlich bloss deswegen offen halten, weil an einem anderen Objekte das Eindringen solcher Stiftchen in die kontraktile Substanz hinein mehrfach angegeben worden ist, nämlich an glatten Muskelzellen des Blutegels und zwar speziell an der „mesenchymatösen" Muskulatur des Verdauungsstraktes und der Blutgefässe (Ranvier,[1]) Heymans[2]). Ich habe gar nicht die Absicht, hier weiter auf diese Frage einzugehen, weil ihre Beantwortung für unsere Fragestellung belanglos ist. Sollten nämlich wirklich von den Nervenschleifen der Radiärnerven noch weitere bis jetzt nicht nachgewiesene seitliche Zweige mit freien Endigungen abgehen, so würde dies nichts an der Tatsache ändern, dass kurz vorher — präterminal — eine Vereinigung der Nervenfasern untereinander erfolgt. Man würde also höchstens statt des Wortes „Endplexus" den Ausdruck „präterminaler Plexus" zu setzen haben.

Alles in allem sind wir nunmehr bei der Innervation der Chromatophoren genau bei derselben alternativen Fragestellung angelangt, die wir seinerzeit schon für das Herz aufgestellt haben: Wenn wirklich die terminalen (eventuell präterminalen) Nervenästchen ohne zu enden ineinander hinein verlaufen, bilden bloss die Endverzweigungen einer jeden Stammfaser untereinander Endschleifen, oder besteht ein durchgehendes (kontinuierliches) peripheres Nervennetz, hergestellt durch unbeschränkte Anastomosenbildung zwischen den Endverzweigungen aller Stammnervenfasern untereinander?

Ich habe, um diese Frage womöglich zu entscheiden, an verschiedenen anscheinend besonders günstigen Stellen den Versuch gemacht, die an die Chromatophoren herantretenden Nervenfädchen von der Chromatophore weg gegen ihren Ursprung hin zu verfolgen. Das ist aber ganz ausserordentlich schwierig. Wir wissen schon, dass am Radiärmuskel entlang gewöhnlich ein ganzes Bündel von mehreren Einzelfädchen hinläuft. Diese Bündel gehen

---

[1]) Appareils nerv. terminaux des muscles de la vie organique. p. 493 ff. 1881.

[2]) Exposé de l'état actuel de nos connaissances et observations personnelles sur la terminaison des nerfs dans les muscles lisses de la sangsue, précédés de la bibliographie des travaux parus sur l'innervation des muscles lisses en général. Bruxelles. 1889.

nun am distalen Ende der Radiärfaser über in das Gewirr des Endplexus, welches in Begleitung der Muskelzüge die Haut durchzieht. Darüber orientiert man sich im allgemeinen schon bei schwacher Vergrösserung. So erkennen wir in Fig. 2 auf Taf. XXI in den gegeneinander konvergierenden Fäden a, b und c unschwer die an drei benachbarten Radiärfasern einer nicht eingezeichneten Chromatophore zustrebenden Nervenbündel und sehen ihren Übergang in das unregelmässige Geflecht, welches das ganze Gesichtsfeld durchzieht. Wir sehen ferner (am Ende des Faserzuges a), dass sich das Nervenbündel distal teilt und dass jeder Teil in ein anderes Bündel des Hautmuskelplexus einmündet. Verfolgt man mit enger Blende und starker Vergrösserung die Nervenbündel genauer, so sieht man, dass ihren Teilungen auch Teilungen der Radiärmuskeln entsprechen, die ähnlich, wie dies schon Steinach in seiner oben S. 365 zitierten Abhandlung (Fig. 4 und 6 auf Taf. I) abbildet, an verschiedene Bündel von Hautmuskelfasern herantreten. An solchen Stellen muss man nun freilich die Hoffnung aufgeben, den Ursprung der einzelnen Fasern des Radiärnervenbündels festzustellen. Nur ganz ausnahmsweise findet man aber doch Stellen, wo die Nervenfädchen der Radiärmuskeln unmittelbar oder mit ganz kurzem Zwischenstück aus einer breiteren Nervenfaser des Grundplexus entspringen. Eine solche Stelle ist in Fig. 3 auf Taf. XXI abgebildet. Hier entspringen zwei benachbarte Nervenfädchen einer Chromatophore f und g allem Anschein nach aus einer und derselben Nervenfaser des Grundplexus. Leider ist in diesem Falle die Färbung der Schleife am Chromatophorenkörper nicht vollständig, sodass die Annahme, dass hier eine Anastomose zwischen zwei Endästen einer Nervenfaser eine, wenn auch sehr wahrscheinliche, aber doch nicht endgültig bewiesene Vermutung darstellt. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse an einer anderen, nicht abgebildeten Stelle.

Das Resultat ist demnach in dieser Hinsicht recht mager. Im ganzen kann man sagen, dass für die schleifenförmige Verbindung der Endverzweigungen einer Stammfaser untereinander wenigstens Stellen anzuführen wären, an welchen der geschlossene Nachweis wegen der mangelhaften Färbung zwar nicht erbracht, aber nach der ganzen Konfiguration mit grosser Wahrscheinlichkeit zu erschliessen ist. Für die Annahme eines völlig kontinuierlichen Nervennetzes, das durch Anastomosen der Endverzweigungen

aller Stammnervenfasern untereinander gebildet würde, liess sich rein histologisch weder pro noch contra ein direkter Beweis erbringen. Für diese Annahme liessen sich vom histologischen Standpunkte aus höchstens Überlegungen ganz allgemeiner Natur anführen. Man muss sich nämlich daran erinnern, dass ja im Zentralnervensystem die an einer Ganglienzelle endigenden Endkörbe verschiedener Herkunft in der Tat ein gemeinsames Nervenendnetz bilden und kann daraus die Vermutung ableiten, dass analoge Verhältnisse auch an peripheren Nervenendigungen vorliegen mögen.[1]) Ausschlaggebend sind natürlich solche Überlegungen keineswegs. Eher könnte man noch eine Entscheidung von der Erhebung des physiologischen Tatbestandes erwarten. Das physiologische Experiment wird wenigstens das eine lehren, ob eine kontinuierliche Erregungsleitung in der Peripherie besteht oder nicht. Ich will hier gleich vorwegnehmen, dass eine solche nicht nachweisbar ist. Die weitere Diskussion dieses Ergebnisses kann freilich erst im physiologischen Teil dieser Untersuchungsreihe erfolgen, der in Pflügers Archiv veröffentlicht wird.

Innervation der Flossenmuskulatur bei Cephalopoden.

Die Innervation der Flossenmuskulatur habe ich besonders bei den kleinen Arten (Sepiola Rondeleti, Sepia elegans) gut studieren können, doch besitze ich auch Präparate von Loligo vulgaris und Sepia officinalis. Leider liefert die Methylenblaumethode bei diesen Objekten keine so vollständigen Färbungen, wie an den Chromatophoren, sodass es mir bloss möglich ist, die allgemeinen Grundzüge der Innervation, wie sie sich nach meinen Präparaten darstellen, anzugeben. Diese sind nun den bereits ausführlich geschilderten Verhältnissen an den Chromatophoren ausserordentlich ähnlich. Auch hier bilden die dickeren Nervenfasern, welche in den vom Zentralnervensystem herkommenden Nervenästen enthalten sind, zunächst mit ihren Verzweigungen einen weit ausgedehnten Grundplexus, den ich allerdings bloss in der Flosse der kleineren Tiere (Sepiola) beobachten konnte, wo seine Bündel nur aus wenigen Nervenfasern zusammengesetzt

[1]) Darauf sowie auf die Angaben von Apàthy über das Verhalten der Neurofibrillen in der Peripherie komme ich in den physiologischen Abhandlungen in Pflügers Archiv ausführlicher zu sprechen.

sind. Von diesem Grundplexus gehen dann feine Ästchen zur Muskulatur ab. Letztere stellt sich in der Aufsicht auf die Flosse dar als aus schon makroskopisch sichtbaren Längsbündeln bestehend, die sich unter dem Mikroskop als Bündel dicht aneinander geschmiegter Spindelzellen erweisen, welche sich häufig mit Methylenblau sehr schön färben. Diese Längs-, richtiger Radiärbündel, welche in der Aufsicht geradeso aussehen, wie die Muskelbündel des Amphibienherzens, erstrecken sich, wie man an Querschnitten sieht, in die Tiefe der Flosse, sind also eigentlich Längsschichten. Sie anastomosieren vielfach miteinander in der Weise, dass sich eine Schicht von Spindelzellen von dem einen Zug abspaltet und schräg zum benachbarten hinüberzieht (man vergl. den Zug bei C in Fig. 7 auf Taf. XXI). Zwischen den Längsschichten der Muskulatur sieht man ein in der Aufsicht an Methylenblaupräparaten eine feine, blasse Netzzeichnung aufweisendes Gewebe, welches an Querschnitten, die nach van Gieson gefärbt sind, als eine Schicht von die Dicke der Flosse durchsetzenden Muskelbündeln verifiziert werden kann.[1]) Nach aussen von dieser derben, einheitlichen Muskelmasse, die demnach aus regelmässig abwechselnden Zügen von Längs- (Radiär-) und Transversalmuskeln besteht (im Inneren der Flosse finden sich noch sagittale Muskelzüge), setzen an der Flosse Muskelzüge an, welche vom Rücken her divergierend über die Flosse hin ausstrahlen, zu den tieferen Schichten der Hautmuskulatur gehören und nach der Art ihres Ansatzes vermutlich als Flossenheber funktionieren. Die Elemente dieses Muskels sind sehr häufig büschel- oder sternförmig weitverzweigt und ihre mit Methylenblau gefärbten Enden könnten sehr leicht mit Nervenfasern, oder gar die ganzen Zellen mit Ganglienzellen verwechselt werden.

Bei Loligo und Sepia treten die Nerven, soweit ich mich darüber orientieren konnte, in die Mittelschichten der Flossenmuskulatur ein, wenigstens gelangen die letzten Zweige von innen heraus zu den oberflächlichsten Muskelschichten. Diese Nervenfasern treten dann in das Innere der Muskelschichten ein und bilden zwischen den Elementen derselben einen sehr stark vari-

---

[1]) Ich bemerke ganz ausdrücklich, dass es hier nicht meine Absicht ist, auf die Details in der Anordnung der Flossenmuskulatur einzugehen. Ich beabsichtige nur, das zur Erklärung der Innervation Notwendige von jenen Stellen, wo ich die Nerven färben konnte, zu erwähnen.

kösen Endplexus. Leider ist es ganz ausserordentlich schwer, das Bild dieses Endplexus auf einer Zeichnung wiederzugeben, weil die Verzweigung stark auch nach der Tiefe erfolgt und man dann auf der Zeichnung die tiefen und oberflächlichen Fädchen des Endplexus auf einer Fläche zusammendrängen muss, was zu falschen Vorstellungen führen kann. Unter einer gewissen Reserve verweise ich daher auf den Versuch, in Fig. 7 auf Taf. XXI diesen Endplexus von zwei benachbarten Längsschichten (und teilweise von der dazwischen liegenden Transversalschicht) wiederzugeben. Man sieht hier, wie eine Nervenfaser a sich teilt, um in den Endplexus zweier benachbarter Längsschichten A und B einzugehen, dass ferner ein und dieselbe Längsschicht B von zwei verschiedenen Nervenfasern a″ und b mit Nervenendgeflechten versorgt wird. Schlecht zu sehen ist aus dem oben angeführten Grunde die am Präparate selbst leicht zu konstatierende Tatsache, dass die varikösen Fädchen des Endplexus innerhalb der Längsschichten der Muskulatur darin bleiben und in derselben Weise, wie es beim Herzmuskel der Amphibien der Fall ist, zwischen den Muskelzellen hinziehen. Wo ein scheinbares Heraustreten der Fasern des Endplexus aus der Muskelschicht erfolgt, wie z. B. an der mit D bezeichneten Stelle der Figur, dort bemerkt man mit enger Blende, dass auch ein abzweigender Muskelzug vorhanden ist. Die Faser c in derselben Figur, welche im Transversalmuskel oberhalb des tiefer liegenden Längszuges D verläuft, steht mit den Fasern a′ und a″ in keinem Zusammenhang.

Vergleichen wir den hier gefärbten Endplexus mit dem in den Herzmuskelbündeln der Amphibien befindlichen ganz analogen „intramuskulären“ Plexus, so wird man sich sagen müssen, dass offenbar in unserem Falle nur eine ganz unvollständige Färbung vorliegt. Ganz so, wie z. B. an den Chromatophoren die Färbung in der Nähe des Pigmentkörpers nur selten gut gelingt, so wird auch in der Flossenmuskulatur die Färbung immer schlechter, je weiter man sich vom Grundplexus entfernt und zwar wiederholen sich dann alle jene Bilder, die ich seinerzeit beim Herzmuskel schon genau beschrieben und kritisiert habe.[1]) Ich kann demnach auch die scheinbaren freien Nervenenden, die hier sichtbar werden, nicht als wirkliche Endigungen an den Muskelzellen, sondern bloss als durch Aussetzen der Färbung bedingte Kunstprodukte

[1]) His' Arch. 1902, S. 104 und 102.

gelten lassen und bin überzeugt, dass eine Methode, welche eine vollkommene Nervenfärbung gestatten würde, auch innerhalb der Flossenmuskulatur dieselben durchgehenden, nirgends endenden Nervenschleifen ergeben würde, wie wir sie von der Chromatophorenmuskulatur her kennen und beim Herzmuskel aus dem Fehlen freier Enden bei reichster Imprägnation erschlossen haben. Darnach würde sich auch für die Flossenmuskulatur die oben gestellte Frage erheben, ob es ein kontinuierlich geschlossenes Nervenendnetz innerhalb der Muskelschichten gibt, oder ob bloss Schleifenbildung zwischen den Endverzweigungen jeder einzelnen Stammnervenfaser unter sich anzunehmen sei.

Ich füge schliesslich noch hinzu, dass ich auch von der Mantelmuskulatur einiger Cephalopodenarten (Sepia officinalis und elegans) ganz ähnliche Nervenbilder bekommen habe, wie von der Flossenmuskulatur. Allerdings war die Färbung hier ebensowenig vollständig wie an der Flossenmuskulatur, und es ist auch nicht gelungen, die Präparate gut zu fixieren.

Bemerkungen über die Innervation der glatten Muskulatur der Wirbeltiere.

Über die Aufteilung der Nerven innerhalb der glatten Muskulatur der Wirbeltiere (zu der auch noch die ihr verwandte Herzmuskulatur mindestens der Amphibien hinzuzufügen wäre) herrscht im ganzen eine sehr erfreuliche Übereinstimmung.[1]) Von Anfang an wurde von den Autoren unterschieden ein grösstenteils aus stärkeren Nervenfasern zusammengesetzter Grundplexus, welcher die Anordnung der Muskelbündel nicht einhält, welcher sich dann immer mehr und mehr aufteilt, sodass schliesslich an die Muskelbündel selbst nur noch einzelne oder in geringer Zahl vereinigte Nervenfasern herantreten. Gewöhnlich wird dieser Übergangsteil als eigener intermediärer (Klebs, Löwit) oder

[1]) Ich glaube wohl von einer ausführlichen Literaturzusammenstellung um so eher absehen zu dürfen, als solche schon mehrfach vorliegen. So für das gesamte Gebiet bis zum Jahre 1888 in der oben S. 380 zitierten Abhandlung von Heymans; über die Nerven des Verdauungstraktes, sowie über die glatte Muskulatur überhaupt bei E. Müller (Zur Kenntnis der Ausbreitung und Endigungsweise der Magen-, Darm- und Pankreasnerven, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 40, S. 390, 1892); über die Gefässnerven bei Lapinsky Über die Gefässinnervation der Hundepfote, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 65, (S. 623, 1905).

perimuskulärer (Gerlach) Plexus besonders unterschieden. Von ihm erst gehen dann die ganz feinen Fädchen ab, welche in die Muskelbündel selbst eindringen, zwischen den Muskelzellen und an ihnen entlang hinziehen, wobei sie sich allerdings gabeln, auf kurze Strecken auch quer verlaufen können, im ganzen aber immer sehr genau die Anordnung der Muskelzellen innerhalb des Bündels wiedergeben, sodass man diese daraus direkt diagnostizieren kann, wie dies insbesondere in den Arbeiten aus dem Arnsteinschen Laboratorium betont wird. Diese alle glatten Muskeln in überaus reicher Zahl durchflechtenden Nervenfädchen bilden den intramuskulären Plexus, den ich oben S. 373 als Endplexus bezeichnet habe.

Ich bin ebenso wie Openchowski[1]) der Meinung, dass man mit der Unterscheidung zwischen Grundplexus und Endplexus auskommt und dass die Abtrennung eines besonderen intermediären oder perimuskulären Übergangsplexus unterbleiben kann. Die Trennung von Grundplexus und Endplexus halte ich aber Heymans und Demoor[2]) gegenüber, welche der Unterscheidung zwischen einem „plexus ou plus exactement, réseau périfasciculaire et intrafasciculaire, fondamental et périphérique“ eine scharfe anatomische Charakterisierung aberkennen, für unbedingt nötig.

Während nun diese Art der Aufteilung der Nerven innerhalb der glatten und der ihr verwandten Muskulatur allgemein zugegeben wird, so gehen die Meinungen vollkommen auseinander darüber, ob die Nervenfasern innerhalb der Muskulatur ein zusammenhängendes Netz bilden, oder ob die einzelnen Fädchen frei an oder in den Muskelzellen endigen. Vergegenwärtigen wir uns nun, mit welchen Methoden man denn überhaupt diesen intramuskulären Endplexus dargestellt hat, so sehen wir, dass es lauter „unzuverlässige“ Methoden sind, die selten alles Nervöse, in der Regel nur einen Teil davon färben (Gold-, Methylenblau-, Golgimethode). Nun ist es ganz klar, dass unter diesen Umständen jene Präparate die entscheidenden sein werden, in welchen die Färbung am weitesten gegangen ist. Wenn demnach bei Gold-, Methylenblau- oder Golgipräparaten die einen Autoren die Fädchen des intramuskulären Plexus frei endigen sehen, andere sie aber immer weiter und weiter von einer Muskelzelle zur

---

[1]) Beitrag zur Kenntnis der Nervenendigungen im Herzen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 22, S. 415 ff., 1883.

[2]) Etude sur l'innervation du coeur des vertébrés à l'aide de la méthode de Golgi. Arch. de Biol., T. 13, pag. 645, 1894.

anderen verfolgen können und keine Endigung finden, so sollte man doch wohl meinen, dass eben im letzteren Falle als der weitergehenden Färbung der richtige Sachverhalt zum Vorschein gekommen ist. Wie spärlich die Färbung bei vielen Autoren gewesen ist, geht daraus hervor, dass die Frage aufgeworfen wurde, ob denn jede einzelne Muskelzelle von einer Nervenfaser versorgt wird, ja dass sie sogar gelegentlich verneint wurde! Wer gute Nervenfärbungen in der glatten Muskulatur gesehen hat, wird dem nicht beipflichten können. Nicht, ob jede Muskelzelle von einer, nein, ob sie von mehreren Nervenfasern versorgt wird, sollte man fragen. Meiner Meinung nach sind Untersuchungen, in welchen die Versorgung jeder einzelnen glatten Muskelzelle durch einen Nerven bezweifelt wird, als solche mit unzureichender Nervendarstellung für unsere Frage ganz auszuscheiden, und auch von den übrigen Untersuchungen sind nur solche in Betracht zu ziehen, bei welchen die Färbung am weitesten geht. Dort aber, wo sie am besten gelungen ist, sieht man auch keine freien Nervenenden mehr! „Was endlich freie Nervenendigungen zwischen den Muskelzellen betrifft," sagt Löwit[1]) bezüglich der Muskulatur der Harnblase, „so ist eine definitive Entscheidung darüber nach Goldfärbungen allerdings nicht möglich, da ja noch immer Nervenfasern durch das Gold ungefärbt geblieben sein konnten. Ich hebe aber hervor, dass ich an meinen gelungensten Goldpräparaten immer nur zusammenhängende[2]) Endfibrillen gesehen habe."

Ähnlich spricht sich Gonjaew[3]) aus über die Nervenfädchen, welche zwischen den Muskelzellen der Gefässe verlaufen: „An gelungenen[4]) Präparaten sieht man keine freien Endigungen, auch hier haben wir es mit einem Terminalnetz zu tun." Das ist doch genau dasselbe, was ich oben von der Innervation der Chromatophoren sagen konnte. An den gelungensten Präparatstellen sieht man keine freie Endigung, sondern schleifenförmiges Ineinanderlaufen der Nervenfasern. Ich habe mir nun in Innsbruck neuerdings eine grössere Zahl von Methylenblaupräparaten

[1]) Die Nerven der glatten Muskulatur. Sitzgsber. d. Wiener Akad. d. Wiss., Bd. 71, Abt. 3, S. 376, 1875.

[2]) Von mir gesperrt gedruckt.

[3]) Die Nerven des Nahrungsschlauches. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 11, S. 489, 1875.

[4]) Von mir gesperrt gedruckt.

aus dem Darmtrakt und der Blase des Frosches hergestellt und kann mich nach den Bildern, die ich gesehen habe, auch bezüglich der glatten Muskulatur der Wirbeltiere nur der Meinung jener Autoren anschliessen, welche annehmen, dass die intramuskulären Nervenfädchen ein wirkliches ineinander laufendes Netz bilden, wieder aber mit der mehrfach schon betonten noch zu entscheidenden alternativen Fragestellung, ob dies Netz ein kontinuierliches oder für jede Stammnervenfaser gesondertes ist. Ob freilich, um auch dies nochmals zu betonen, von diesem intramuskulären Netz noch kurze Seitenzweigchen in die Muskelzellen oder ihre Kerne hinein abgehen, wie dies von mehreren Seiten behauptet worden ist, lasse ich bis auf weiteres dahingestellt und verweise nur noch auf meine Bemerkungen über den Zusammenhang zwischen Nerv und Muskel auf S. 106 meiner oben, S. 362 zitierten Abhandlung.

Nur über den Herzmuskel der Säugetiere möchte ich bezüglich der hier besprochenen Frage noch Zweifel übrig lassen. Zwar will E. Fischer[1]) mit der Goldmethode ein zusammenhängendes intramuskuläres Nervennetz dicker bis feinster Fasern dargestellt haben, deren freie Enden, wenn sie vorkommen, wie abgerissen aussehen, ohne besondere, eine Endigung kennzeichnende Bildung, die er demnach nicht als wirkliche Endigungen, sondern als Aufhören der Färbung betrachtet. Dagegen hat Jacques[2]) mit der Golgimethode allerdings besondere knöpfchenförmige oder mehrzipfelige Endigungen dargestellt, freilich nicht bloss am Ende der intramuskulären Nerven, sondern auch in ihrem Verlauf. Es würde sich also dann doch noch fragen, ob diese Bildungen nicht bloss besonders grosse Varikositäten waren, jedenfalls ist die Frage noch nicht endgültig zu entscheiden.

Über die Betheschen „Nervennetze".

Wenn innerhalb der glatten Muskulatur (und der ihr verwandten Herzmuskulatur) eine netzförmige Anastomosenbildung zwischen Nervenfasern verschiedener Herkunft vorhanden sein sollte, so müsste sie nach den bisherigen Darlegungen im End-

---

[1]) Über die Endigung der Nerven im quergestreiften Muskel der Wirbeltiere. Dies Arch., Bd. 13, S. 385 ff., 1877.

[2]) Recherches sur les nerfs du coeur chez la grenoville et les mammifères. Journ. de l'anat. et de la physiol., 1894, S. 622.

plexus erfolgen. Innerhalb der Geflechte des Grundplexus sind Queranastomosen zwischen den nebeneinander liegenden Nervenfasern nirgends nachzuweisen. Gesetzt nun, es existiere ein solches kontinuierliches peripheres Endnetz, in welcher Beziehung würde es stehen zu den von Bethe angenommenen Nervennetzen? Unter Nervennetzen versteht Bethe (Allg. Anat. u. Physiol. d. Nervensystems, S. 78 ff.) eine besondere Form des Nervensystems, welche charakterisiert sein soll durch breite Anastomosen zwischen den (Ganglien-) Zellen. Eine Unterscheidung der Zellfortsätze „in Protoplasmafortsätze und Achsenzylinderfortsätze ist unmöglich. Nach meist kurzem Verlauf, während dessen spärliche Seitenzweige abgegeben werden, vereinigen sich die Fortsätze wieder mit anderen Zellen, meist schon mit der zunächst gelegenen." Solche Nervennetze sollen nun vorkommen, ausser an einer Anzahl von anderen Stellen, von denen ich hier absehe, insbesondere auch bei den Mollusken und im Blutgefässsystem der Vertebraten. Nur mit dieser Angabe will ich mich hier beschäftigen. Am deutlichsten geht die Art, wie sich Bethe die peripheren Nervennetze vorstellt, hervor aus einem Schema, das er in der Deutschen med. Wochenschr.[1]) veröffentlicht hat und das als das Wesentlichste die dicken Anastomosen zwischen den Ganglienzellen zeigt, welche miteinander das „Nervennetz" bilden, während die vom „Nervennetz" zur Muskulatur abgehenden dünnen Nervenfäserchen nur angedeutet sind.

Vergleicht man die Darstellung Bethes und sein Schema mit unseren früheren Ausführungen, so sieht man sofort den fundamentalen Unterschied zwischen beiden. Bethes „Nervennetze" würden vor der Nervenendverzweigung liegen und stellten sich dar als Ganglienzellanastomosen. Erst von ihnen weg gingen dann die sich verzweigenden (und frei endigenden?) Seitenästchen zur Muskulatur ab. Nach unserer Darstellung bilden aber gerade diese zu den Muskelzellen hinziehenden Ästchen untereinander das periphere Netz, wenn ein solches überhaupt existiert. Ein Nervennetz mit Ganglienzellen im Sinne von Bethe aber **vor** den Endästchen zur Muskulatur ist mit der Methylenblaumethode weder an der Innervation der Chromatophoren, noch an der Innervation der

[1]) Der heutige Stand der Neuronentheorie. Deutsche med. Wochenschr. 1904. S. 1202.

Flossen- und der Mantelmuskulatur der Cephalopoden, noch auch, nach meiner früheren Abhandlung, im Herzmuskel nachweisbar.

Durch diesen Satz gerate ich allerdings in Widerspruch zu Bethe, und es wird notwendig sein, zu untersuchen, wie Bethe zu seiner Annahme von den oben beschriebenen Nervennetzen in der Herz- und Gefässmuskulatur der Wirbeltiere gekommen sein kann. Vorausschicken möchte ich, dass es sich bei dieser Frage stets nur um die spezifischen „Betheschen Nervennetze" handelt, die einen ganz charakteristischen Bau aufweisen sollen, der von dem des übrigen Nervensystems abweichen soll, also keineswegs etwa um die Frage nach dem Zusammenhange jener gangliösen Geflechte mit der Muskulatur, wie sie z. B. in sympathischen Geflechten, eventuell auch innerhalb der Organe (wie im Wirbeltierherzen und Darm) vorhanden sind, oder wie sie neuerdings Biedermann[1]) in der Sohle von Limax beschrieben hat. Der Bau der sympathischen Ganglien der Wirbeltiere ist ja jetzt in seinen Grundzügen so ziemlich erkannt und stimmt nicht mit dem der Betheschen Nervennetze überein, sondern ordnet sich vielmehr dem Neuronentypus ein, insofern als man Nerven- und Protoplasmafortsätze auseinander halten und den Nervenfortsatz gewisser Ganglienzellen als „Stammnervenfaser" im oben S. 362 definierten Sinne bis zur Muskulatur hin verfolgen kann. Der feinere Bau der gangliösen Netze in der Sohle von Limax ist noch nicht untersucht worden, und es ist daher abzuwarten, ob sich hier eine den spezifischen Betheschen Nervennetzen analoge Bildung wird nachweisen lassen.

Wir fragen nun, gibt es, zunächst bei der Muskulatur der Cephalopoden, irgendwelche, in der bisherigen Darstellung nicht besprochene Elemente, welche auf die Existenz spezifischer Bethescher Nervenetze hindeuten? Solche gibt es allerdings. Chun, dem bei seinem durchsichtigen Objekt, an welchem sich die Formelemente des Nervensystems so scharf von der gallertigen Umgebung abheben, „als ob man es mit einem durchsichtigen Heteropoden zu tun hätte," Zellen und Kerne an den peripheren Nerven unmöglich entgehen konnten, bildet in der Tat an den die Chromatophoren versorgenden Nerven Kerne ab, welche teils

---

[1]) Studien zur vergleich. Physiologie der peristalt. Bewegungen. 3. Die Innervation der Schneckensohle. Pflügers Arch., Bd. 111, S. 251, 1905.

in den dickeren Nervenstämmchen liegen (Fig. 6 und 7 der Abhandlung von Chun), teils in den meist dreieckigen plattenförmigen Verbreiterungen an den Teilungsstellen der feineren Nervenästchen. Insbesondere an den letzterwähnten Stellen kann nach Chuns Fig. 3 (S. 170 seiner Abhandlung) fast genau das Bethesche Schema auftreten, das wir oben erwähnt haben. Wie sind nun solche Stellen zu vereinbaren mit dem oben aufgestellten Satze, dass es bei der Innervation der Chromatophoren keine Betheschen Nervennetze gibt?

Kerne an marklosen Nerven von Mollusken sind schon oft beschrieben worden, so zuerst von Leydig,[1]) dann von Boll[2]) und Ranvier.[3]) Leydig hält die von ihm an sensiblen Hautnerven eines Heteropoden gefundenen Kerne mit Plasma für Ganglienzellen. Boll bestätigt die Beobachtung, spricht sich aber nicht weiter darüber aus. Dagegen erwähnt er, dass die stärkeren Nervenfasern in der Haut der Cephalopoden von einem echten, aus platten Bindegewebszellen zusammengesetzten Neurilemm bekleidet sind, „auf dessen Existenz die der Nervenfaser anliegenden ovalen Kerne hinweisen". Ranvier beschreibt an den Nervenfasern der Schnecke Kerne einer Nervenscheide, die er der Henleschen Scheide der Wirbeltiernerven homolog setzt. Diese Scheide und ihre Kerne habe ich bei Loligo insbesondere mehrfach an einem Nervenplexus (Grundplexus) mit Methylenblau gefärbt gefunden, welcher der Flosse nach dem Abziehen der Haut aufliegen bleibt und dessen Endplexus allem Anschein nach nicht in der eigentlichen Binnenmuskulatur der Flosse sich befindet, sondern in den unmittelbar darüber liegenden Partien der Hautmuskulatur. Hier ist nun an besonders günstigen Stellen (vergl. Fig. 8 auf Taf. XXI) die Nervenscheide daran kenntlich, dass sich auf ihr ein körneliger, blass gefärbter Niederschlag abgesetzt hat.[4]) Die Scheide ist an der abgebildeten Stelle von der Nervenfaser,

[1]) Anatom. Bemerkungen über Carinaria, Firola und Amphicora. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. 3, S. 325, 1851.

[2]) Beiträge zur vergl. Anatomie des Molluskentypus. Dies Arch., Bd. 5, Suppl. S. 20, 1869. Hier sind noch Gegenbaur und Leukart zitiert.

[3]) Appareils nerv. terminaux des muscles de la vie organique. Paris 1881, S. 991.

[4]) Auf der Zeichnung ist bloss der optische Querschnitt dargestellt. Bei hoher Einstellung kann man die Körnelung über die ganze Nervenfaser hinweg verfolgen.

welche innerhalb derselben in schwachen Krümmungen verläuft, abgehoben. Der Kern liegt der Scheide an ihrer Innenfläche an und ist deutlich von der Nervenfaser getrennt. Dass die Scheide auch auf den seitlich abgehenden Nervenast übergeht, sieht man an der körneligen Umrandung jener Stelle, wo die Nervenfaser die Scheide nicht ganz ausfüllt. Dort, wo sich kein Zwischenraum zwischen Scheide und Nervenfaser infolge der Behandlung des Präparates gebildet hat, kann man die Scheide auch bei starken Vergrösserungen nicht als gesonderten Rand von der Nervenfaser trennen. Sind in einem solchen Falle die Kerne der Scheide mitgefärbt, so liegen sie dem Nerven unmittelbar an und zwar so dicht,[1] dass sie wie in die Substanz des Nerven eingebettet erscheinen, sodass man ohne genauere Kenntnis der Verhältnisse sehr leicht auf die Vermutung kommen könnte, die Nervenfaser sei mit den Kernen zu einem Zellganzen verschmolzen. Dass dies nicht der Fall ist, geht aber ausser aus dem Vergleich mit Stellen, wo die Scheidenkerne sich von den Nervenfasern sondern lassen, auch daraus mit Sicherheit hervor, dass sich die Kerne mit der ihnen anliegenden Nervenfaser nur sehr selten mitfärben, vielmehr ganz gewöhnlich die Nervenfasern sehr schön gefärbt sind, von den Kernen aber kein einziger. Dies ist in meinen Präparaten wohl ausnahmslos der Fall bei den Nerven der Chromatophoren.

Nun könnte man die Tatsache, dass sich zwar die Nervenfasern, aber nicht die ihnen anliegenden Kerne gefärbt haben, vielleicht auch so erklären wollen, dass nur die Neurofibrillen gefärbt seien, nicht aber das Neuroplasma mit seinen Kernen. Das geht aber nicht an, denn es wurde schon oben S. 371 darauf hingewiesen, dass in meinen Präparaten die Neurofibrillen zwar an manchen Stellen als feine, wellige Längsstreifung etwas hervortreten, im übrigen aber Fibrillen und Interfibrillarmasse zusammen gefärbt sind. Die Existenz von den Nervenfasern abgesonderter Scheidenkerne ist demnach jedenfalls zuzugeben, sie müssen an genügend durchscheinenden Objekten, wie z. B. in den Chun-schen Präparaten, deutlich sichtbar sein und es besteht also

[1]) Hüten muss man sich nur davor, manche plötzlich ganz dunkel gefärbte Stellen der Nervenfasern, wie z. B. die Abgangsstelle des seitlichen Astes bei c in Fig. 8 als Kerne zu deuten. Mitunter kommen auch Knickungen der Nervenfaser vor wie an Stelle d der Fig. 8, die sich auch als dunkleres Querband kenntlich machen.

zunächst die Möglichkeit, dass die von Chun abgebildeten Kerne solchen Scheidenkernen einzelner Nervenfasern entsprechen. Es ist aber ausserdem noch daran zu denken, dass es auch Kerne eines die Nervenbündel einhüllenden Bindegewebes sein könnten. Ich glaube übrigens nicht, dass jemand bloss aus der Existenz von Kernen in den gröberen Nervenstämmchen, die man ja in den dickeren zur Haut hinziehenden Nerven an Quer- und Längsschnitten auch färberisch reichlich nachweisen kann, schon auf die Anwesenheit von Ganglienzellen schliessen wird. Eher könnte man daran zweifeln, ob denn auch die Kerne an den eckigen Teilungsstellen der feinsten Nervenästchen in den Präparaten von Chun als Kerne von Nervenhüllen aufzufassen sind. Indessen wird man sich bei näherer Überlegung doch kaum anders entscheiden können. Dass man diese Kerne an nicht spezifisch gefärbten Präparaten mit den Nervenbündeln in eins verschmolzen sieht, bildet gar keinen Grund zu der Annahme, dass dies auch in Wirklichkeit der Fall ist. Man kann ja an solchen Präparaten auch nicht die einzelnen Nervenfädchen, aus welchen die Nervenbündel zusammengesetzt sind, voneinander sondern.[1]) Das gelingt erst durch eine spezifische Nervenfärbung, wie die vitale Methylenblaubehandlung. An Methylenblaupräparaten aber lassen sich, wie oben ausführlich dargetan worden ist, die Nerven der Chromatophoren von ihrem Ursprung aus den ganz breiten Nervenfasern des Grundplexus bis an den Chromatophorenkörper heran kontinuierlich verfolgen, ohne dass man Ganglienzellen eingeschaltet findet. Es müssten demnach diese Kerne in den eckigen Teilungsstellen, wenn sie wirklich Kerne von Ganglienzellen sein sollten, zu einem gesonderten, von der Innervation der Chromatophoren von Seite des Zentralnervensystems unabhängigen Gangliensystem gehören, welches sich in meinen Präparaten trotz reichlichster sonstiger Nervenfärbung nicht mitgefärbt hätte. Das letztere wäre nun an sich nicht geradezu unmöglich. Es kommt bei Wirbeltieren vor, dass sich entweder die Ganglienzellen eines Organes überhaupt, oder wenigstens bestimmte Arten von Ganglien-

[1]) Aus diesem Grunde ist es auch unmöglich, in Präparaten ohne spezifische Nervenfärbung zu entscheiden, ob ein Nervennetz oder ein blosses Geflecht vorhanden ist, welche Schwierigkeit an einem anderen Objekt schon durch E. Cyon (Arb. a. d. physiolog. Anstalt z. Leipzig, 1869, S. 106ff.) ausführlich erörtert worden ist.

zellen mit Methylenblau sehr schwer färben. Aber in unserem Falle ist es doch sehr wenig wahrscheinlich, dass neben der reichen dargestellten zentrogenen Nervenversorgung noch eine gesonderte durch periphere Ganglienzellen vorhanden sein sollte. Jedenfalls wäre die Existenz eines solchen gesonderten Gangliensystems erst noch zu beweisen.

Aber auch aus Analogiegründen erscheint die Deutung der Kerne an den Teilungsstellen als Kerne von Ganglienzellen unwahrscheinlich. Es handelt sich bei diesen Stellen um die letzten feinsten Verteilungen des Grundplexus vor dem Abgange der terminalen Nervenästchen zum Muskel. Wir werden im folgenden sehen, dass auch im Herzen und an den Gefässen der Wirbeltiere Kerne an den Teilungsstellen der letzten Verzweigungen des Grundplexus häufig vorhanden sind. Diese Stellen können ganz ähnlich aussehen, wie jene in der Haut von Kephalopoden (man vergl. die Fig. 3 von Chun z. B. mit den Fig. 6 und 7 in der Abhandlung von Gerlach über die Nerven des Froschherzens[1]). Es ist also zunächst schon vorauszusehen, dass die Frage für alle diese Objekte in gleicher Weise zu beantworten sein wird, und wir werden sogleich sehen, dass sich auch im Herzen und an den Gefässen der Wirbeltiere die Deutung dieser Kerne als Kerne von Nervenhüllen ungezwungen ergibt.

Aber sind nicht wenigstens einige dieser Kerne Kerne von Ganglienzellen? Es könnte doch auch so sein, dass neben den Kernen der Nervenhüllen echte Ganglienzellen, aus welchen Chromatophorennerven entspringen, noch bis weit in die Peripherie hinaus zerstreut vorhanden sind. Darauf ist zu sagen, dass nach meinen Präparaten solche echte Ganglienzellen in der Rücken- und Flossenhaut der von mir untersuchten Cephalopoden zu den grössten Seltenheiten gehören, aber doch ausnahmsweise mitunter vorkommen.[2]) Ganz sicher habe ich in einem Präparate von Loligo zugleich mit der gewöhnlichen Färbung der Nervenfasern auch zwei Ganglienzellen mit Methylenblau gefärbt erhalten. Leider hat sich das Präparat beim Versuche der Fixation völlig entfärbt, sodass ich es bloss aus der Erinnerung erwähnen, aber

---

[1]) Virchows Arch., B. 66, Taf. 11, 1876.

[2]) Steinach gibt an (Pflügers Arch., Bd. 87, S. 20, 1901), dass er in der Chromatophorenschicht der Haut der Fangarme keine Ganglienzellen gefunden habe.

keine weiteren Details geben kann. Die Tatsache aber, dass zwei unzweifelhafte Ganglienzellen von typischem Aussehen unipolarer Zellen sich so schön und leicht gefärbt hatten, war deshalb sehr wichtig, weil, wie oben bemerkt wurde, bei manchen Wirbeltierorganen die Ganglienzellen und ihre Fortsätze sich sehr schwer mit Methylenblau färben lassen. Das ist aber bei den echten Ganglienzellen in der Haut von Loligo offenbar nicht der Fall. Wenn demnach wirklich echte Ganglienzellen in grösserer Zahl vorhanden wären, müsste ich sie bei der ausserordentlich reichlichen Nervenfärbung vieler Präparate ebenfalls gefärbt finden. In Wirklichkeit befindet sich in meinen konservierten Präparaten bloss eine einzige Stelle, wo mit Wahrscheinlichkeit eine gefärbte unipolare Ganglienzelle samt Fortsatz anzunehmen ist. Es ist das die in Fig. 9 auf Taf. XXI abgebildete, in einem Nervenbündel liegende blau gefärbte Zelle, von welcher ein zunächst ziemlich breiter Fortsatz ausgeht, der allmählich schmäler wird, ganz so, wie man dies regelmässig an Golgipräparaten beim geraden Fortsatze der unipolaren Ganglienzellen des Froschherzens beobachtet. In der Zelle befindet sich an einer Stelle ein etwas hellerer Fleck mit einem dunklen Punkt, vermutlich der Kern mit dem Kernkörperchen. Auffällig ist nur die geringe Grösse der Zelle, welche sich mit $18 \times 6\ \mu$ ungefähr in den Dimensionen der Scheidenkerne (durchschnittlich $20 \times 4\ \mu$) hält. Man kann aber trotzdem nicht annehmen, dass die „Ganglienzelle“ etwa durch einen gut gefärbten Scheidenkern (die sich sonst an den Chromatophorennerven nie mit Methylenblau färben) vorgetäuscht wird, unter dem weg der scheinbare Fortsatz dann als gesonderte Nervenfaser hinziehen müsste und zwar so, dass seine Färbung gerade unterhalb des Kernes aufhörte.

Für die Chromatophorenmuskulatur der Cephalopoden können wir demnach die Existenz peripherer, in die vom Zentralnervensystem herkommende Nervenversorgung eingeschalteter, gangliöser Nervennetze im Sinne von Bethe mit voller Sicherheit ausschliessen. Ja sogar das Vorkommen wirklicher Ganglienzellen ist in der Haut der Cephalopoden nur auf ganz vereinzelte Ausnahmen beschränkt. In der letzteren Beziehung steht es bekanntlich anders mit der glatten und der ihr verwandten Muskulatur der Wirbeltiere, zu deren Besprechung wir nun übergehen. Von jenen Stellen, an denen nach Bethe

spezifische Nervennetze vorkommen sollen, ist es speziell das Herz, wo ausserdem wirkliche Ganglienzellen in grosser Zahl vorhanden sind. Aber diese Zellen mit ihrem wohlbekannten Typus echter Ganglienzellen unterscheiden sich durch ihre Form, Grösse und durch das Vorkommen von Nissl-Körpern wesentlich von den Betheschen „Ganglienzellen der Nervennetze“, welche in der Regel sehr klein sind und keine Nissl-Schollen zeigen (Bethe, Allg. Anat. d. Nervensyst., S. 91). Es ist daher sachlich völlig begründet und wird für die weitere Diskussion sehr förderlich sein, wenn wir ganz ausdrücklich die unzweifelhaft echten Ganglienzellen, die teils zu Gruppen vereint, teils einzeln im Herzen vorkommen, einerseits und die sogenannten Ganglienzellen der Nervennetze andererseits scharf auseinanderhalten.

Die histologischen Verhältnisse der echten Ganglienzellen des Herzens sind im Säugetierherzen von A. S. Dogiel,[1]) im Froschherzen am ausführlichsten von mir[2]) untersucht worden, sie entsprechen den gewohnten Bildern sympathischer Ganglienzellen mit Nerven- und eventuell Protoplasmafortsätzen, interessieren uns also hier nicht weiter. Die Betheschen „Ganglienzellen der Nervennetze“ des Froschherzens dagegen, um die es sich hier handelt, sind offenbar identisch mit den im Herzen meines Wissens zuerst von L. Gerlach[3]) an Goldpräparaten beschriebenen Kernen des „perimuskulären“ Plexus, über welche dieser Autor folgendes sagt (l. c. S. 212): „Charakteristisch für sie“ (d. h. die Nervenfasern des perimuskulären Netzes) „sind die Kerneinlagerungen, welche vielfach sowohl im Verlaufe der Fasern, als in den Knotenpunkten des Netzes vorkommen; im ersteren Falle haben sie eine mehr spindelförmige Gestalt, im letzteren sind sie dreieckig“. Weiter (S. 213), nachdem er davon gesprochen hat, dass gewissen „Anhäufungen nervöser Substanz“ an den Knotenpunkten des perimuskulären Netzes die Merkmale einer Zelle völlig abgehen, fährt er fort: „Mit viel grösserem Rechte könnte man die kernhaltigen Knotenpunkte des Netzes als kleine Nervenzellen ansprechen, da sich bei ihnen, wenn auch nur in äusserst

[1]) Arch. f. mikr. Anat., Bd. 53, S. 246, 1899.

[2]) His' Arch. 1902, S. 54.

[3]) Über die Nervenendigungen in der Muskulatur des Froschherzens (Virchows Arch., Bd. 66, S. 187; 1876). In der Harnblase beschrieb sie zuerst Klebs (Virchows Arch., Bd. 32, S. 168; 1865). Dort findet man auch die älteste Literatur über Kerne an solchen „Nervennetzen“ überhaupt.

seltenen Fällen, im Kern ein Kernkörperchen findet. Allein dieses inkonstante Vorkommen desselben, ferner der Umstand, dass die Hauptmasse der Zelle aus dem in seiner Form sehr wechselnden Kerne bestehen würde, muss zur Vorsicht mahnen, die kernhaltigen Knotenpunkte der perimuskulären Netze als wirkliche Zellen zu erklären." Illustriert werden diese Angaben von Gerlach durch die Fig. 6 und 7 seiner beigefügten Taf. XI, deren Betrachtung ich zum Verständnis des folgenden dringend empfehlen möchte.

Dass Bethe unter seinen Ganglienzellen des Nervennetzes wirklich diese Kerne des perimuskulären Plexus von Gerlach versteht, geht aus seiner Beschreibung derselben deutlich hervor (l. c. S. 93): „Die Ganglienzellen des Nervennetzes liegen nun meist an der Oberfläche[1]) der Muskeltrabekeln . . . . Sie haben zwei bis vier Fortsätze, welche sich in die Muskeltrabekeln hineinbegeben und sich dort in eine grosse Anzahl meist stark varikös gewordener Fasern aufsplittern." Das eigentliche Anastomosennetz liegt nach Bethe im Herzen teils in teils auf den Trabekeln, hauptsächlich aber im Innern der Muskeltrabekel (l. c. S. 93 und 94). Es weicht also die Verbindung der Ganglienzellen untereinander insofern von dem von Bethe in der Deutschen medizinischen Wochenschrift angegebenen Schema ab, als sie hauptsächlich intramuskulär erfolgt.

Über diesen perimuskulären Plexus von Gerlach und die in ihm enthaltenen Kerne habe ich nun in meiner Abhandlung (His' Arch. 1902, S. 95) folgendes gesagt: „Was Gerlach den perimuskulären Plexus nannte, waren, wie aus seinen Abbildungen und seiner ganzen Beschreibung hervorgeht, die letzten, aus nur wenig Nervenfasern bestehenden Zweige des Grundplexus, die durch spärliche mitgefärbte Teile des intramuskulären Plexus netzartig miteinander verbunden waren. Da bei Gerlachs Methode die Grenzen zwischen den einzelnen Nervenfädchen offenbar etwas verwischt blieben, so kam dadurch der Eindruck eines echten Netzwerkes zustande. Die von ihm erwähnten dreieckigen Kerne an den Teilungsstellen kann man auch an Methylenblaupräparaten nicht selten sehen, man sieht dann aber auch,[2]) dass sie an Nerven-

---

[1]) Von mir gesperrt.

[2]) Heute würde ich hier hinzufügen: „an guten Methylenblaupräparaten" (vergl. das Folgende).

bündelchen liegen, deren Fasern alle an ihnen vorüberziehen Es sind diese Zellen also, was hervorzuheben nicht überflüssig sein dürfte, keine Ganglienzellen, die mit Nervenfasern in Verbindung stehen, sondern es sind offenbar die Zellen des die Nervenfasern begleitenden und einhüllenden Bindegewebes, das bei den etwas gröberen Nervenstämmchen eine deutliche Scheide bildet." Ich möchte gleich hier einschalten, dass bereits in der Abbildung No. 7 von Gerlach zu sehen ist, dass diese Kerne sich auch schon in den dickeren Nervenstämmchen des Grundplexus finden. Sie reichen weiterhin bis in die Scheidewandnerven hinein, die Kerne des „perimuskulären Netzes" sind demnach nur als letzte, am weitesten gegen die Muskulatur hin vorgeschobene Kerne der marklosen Nervenbündel überhaupt zu betrachten.

Auf Grund einer nochmaligen Durchsicht meiner früheren zahlreichen Golgi- und Methylenblaupräparate und auf Grund neuer, absichtlich zur Prüfung dieser Sachlage hergestellter Methylenblaupräparate muss ich nun meine im Jahre 1902 aufgestellten, eben zitierten Behauptungen bezüglich der Bedeutung der Kerne an den „perimuskulären" Nervengeflechten und des scheinbaren Netzes, welches an Gold- und mitunter auch an Methylenblaupräparaten durch diffuse Färbung des perimuskulären Plexus, dessen Bündel dann „durch spärliche mitgefärbte Teile des intramuskulären Plexus netzartig miteinander verbunden" erscheinen, in allem Wesentlichen aufrecht erhalten. Als perimuskulärer Plexus sind hierbei, wie schon bemerkt, bezeichnet die letzten, aus nur wenig Nervenfasern bestehenden, an die Muskelbündel heranziehenden Verzweigungen des Grundplexus. Über die Art dieser Aufzweigung des Grundplexus im Vorhofe orientiert am besten Abbildung 34 meiner Abhandlung in His' Arch. 1902, wo die längs der Muskelbündel absteigenden Abzweigungen der horizontal verlaufenden dickeren Nervenbündel dem perimuskulären Plexus von Gerlach entsprechen.

Zur weiteren Begründung meiner Stellungnahme gebe ich zunächst als Ergänzung zur Figur 37 meiner früheren Abhandlung in Parallelbildern (Figur 10 einerseits, 11 und 12 andererseits auf Tafel XXI) das Aussehen des Grundplexus bezw. seiner

Aufzweigung bis zum perimuskulären Netz wieder, wie es sich in Methylenblaupräparaten darstellt. Die Abbildungen 10 und 11 sind aus dem Grundplexus der oberen Hohlvene entnommen, der sich mit Methylenblau leicht sehr schön färbt und ausserdem den Vorteil bietet, dass er im Flächenpräparat mehr in einer Ebene liegt und nicht, wie zumeist im Vorhofe oder Ventrikel, sich auch stark nach der Tiefe zu erstreckt. Ich bemerke ausdrücklich, dass die hier erörterten Verhältnisse auch im Grund- und perimuskulären Plexus der Vorhofs- und Ventrikelmuskulatur wiederkehren (Fig. 12 stammt aus der Vorhofswand!), demnach in dieser Beziehung völlige Übereinstimmung zwischen den verschiedenen Herzabteilungen besteht. Die Unterschiede in der Anordnung des Grundplexus beziehen sich mehr auf die Art der Nervenverteilung (Genaueres darüber 1902, S. 93).

Betrachten wir nun zunächst Abbildung 10, so finden wir hier genau das schon von Gerlach beschriebene Bild eines mannigfach sich verzweigenden dicken violett gefärbten nervösen Stranges, in welchen von Strecke zu Strecke längliche oder mehr dreieckig geformte Kerne eingestreut sind. Verfolgt man diese Stränge und ihre Verzweigungen weiter, so anastomosieren sie deutlich miteinander und bilden also in der Tat ein Netzwerk, das grösstenteils auf der Muskulatur aufliegt. Sieht man sich diese Nervenstränge mit starker Vergrösserung genauer an, so entdeckt man freilich in ihrem Innern vielfache Ungleichmässigkeiten der Färbung. Sie enthalten in mannigfachem Wechsel stärker gefärbte Körnchen, Fädchen, kugelige Konturen, die schon den Verdacht erwecken müssen, dass man es hier nicht mit einem einheitlichen, gleichmässig strukturierten Gebilde zu tun hat, sondern mit einem irgendwie komplizierter zusammengesetzten.

Wie diese Zusammensetzung beschaffen ist, ergibt sich nun aus der Betrachtung der Parallelfiguren 11 und 12. Hier ist keine Spur von diffuser Färbung des Gesamtplexus mehr (das kommt in der einfarbigen Zeichnung nicht so recht heraus!), vielmehr sondern sich scharf voneinander ab einzelne in Bündeln durcheinander geschlungene Fädchen, welche an den Teilungsstellen der Nervenbündel in verschiedener Richtung auseinanderweichen, eventuell mit anderen Fädchen aus demselben Bündel wieder zusammenlaufen, also einen Plexus, kein anastomotisches Netz bilden, und welche neben sich ungefärbt längliche oder

dreieckige Kerne liegen haben, dieselben Kerne, welche in der vorigen Figur 10 mitgefärbt waren. Wenn ich nun Bethe recht verstehe — und der Vergleich seiner Fig. 32 (Allgem Anat. d. Nervensystems) mit meiner Fig. 11 bestärkt mich in dieser Meinung, trotzdem beide Abbildungen von verschiedenen Objekten herstammen — so würde er die letzte Figur so auffassen, dass hier die Neurofibrillen scharf herausdifferenziert sind, Kern und Protoplasma der Netzganglienzellen nicht mitgefärbt sind, während im ersteren Falle eine diffuse Färbung der Kerne, des Plasmas und der Fibrillen vorhanden wäre. Danach müsste also auch die Fig. 37 in Bethes Buch in seinem Sinne so beurteilt werden, dass dort eine diffuse Färbung der Fibrillen, des Neuroplasmas und der Kerne stattgefunden hat. Dies ist nach Bethes Auffassung eigentlich ganz selbstverständlich. Die Fig. 37 von Bethe gehört danach offenbar in dieselbe Reihe wie meine Fig. 10. Dies geht ausser aus allem anderen auch ohne weiteres aus der Beschreibung hervor, die Bethe von dieser Figur im Text gegeben hat. Bethe unterscheidet stärkere Nervenfasern, welche sich sehr häufig mit Fasern, die von anderen Ganglienzellen ausgehen, verbinden und dünnere Zweige, die vielfach nicht dicker als einzelne Neurofibrillen sind, welche nach Bethe augenscheinlich in die einzelnen Muskelfasern selbst eindringen sollen. „Dicke Nervenfasern“ im perimuskulären Plexus gibt es aber nur in den Bildern der ersten Art mit diffuser Färbung, wie in Fig. 10, nie bei den Bildern zweiter Art mit der scharfen Differenzierung wie in den Fig. 11 und 12. Hier stellen sich auch bei ganz starker Vergrösserung die einzelnen Fädchen immer ganz ausserordentlich fein dar (vergl. z. B. auch Fig. 40 meiner Abhandlung vom Jahre 1902), nicht dicker als die allerfeinsten Fädchen, die Bethe in seinen Präparaten gesehen hat und die nach ihm nicht dicker sind als einzelne Neurofibrillen.

Es lässt sich nun mit aller gewünschten Klarheit und Sicherheit der Nachweis erbringen, dass die in den Methylenblaupräparaten der beschriebenen zweiten Art gefärbten feinen Fädchen nicht einzelne, aus einer gemeinsamen Nervenfaser herausdifferenzierte Neurofibrillen sind, sondern in Wirklichkeit ganze Nervenfasern darstellen, welche zwar miteinander zu Bündeln vereinigt, im übrigen aber vollkommen selbständig und voneinander unabhängig sind. Dass diese Auffassung richtig ist,

geht schon aus der Betrachtung der Methylenblaupräparate selbst deutlich hervor. Als Charakteristikum der Neurofibrillen wird stets betont (man vergl. insbesondere die Abhandlung von Economo im Arch. f. Psychiatrie, Bd. 41, S. 158, 1906), dass sie vollkommen glatt sind. Nun sind zwar die blaugefärbten Fädchen der Methylenblaupräparate der zweiten Art streckenweise glatt, aber es kommen doch schon vereinzelte Varikositäten vor, und es finden sich in anderen Präparaten alle Übergänge von den glatten Fädchen zu immer reichlicheren Varikositäten, bis man schliesslich auf Bilder trifft, wo die Varikositäten eine nach der anderen dicht aufeinander folgen, ganz so, wie wir dies oben schon von den Nervenfasern der Chromatophoren festgestellt haben. Schon dort wurde betont, dass diese varikösen, meist bündelweise zusammenliegenden Fädchen nicht differenzierte Neurofibrillen, sondern volle Nervenfasern darstellen, und ganz dasselbe gilt für die Herznerven.

Die Beobachtung dieser allmählichen Übergangsformen und der Vergleich mit den Chromatophorennerven weist nun aber auch den Weg, welcher zur Erklärung der scheinbar einfachen Nervenfasern mit eingestreuten Kernen in den Methylenblaupräparaten der ersten Art führt. Ich habe in meiner früheren Abhandlung schon darauf hingewiesen, dass die Nervenfasern des perimuskulären, aber auch die des intramuskulären Plexus oft so dicht aneinander liegen, dass man sie auch mit der scharf differenzierenden Golgi-Methode nicht voneinander sondern kann (ich verweise wieder auf Abbildung 32, 36 und 44 meiner früheren Abhandlung). Nun denke man sich ein solches Bündel von drei oder mehreren Nervenfasern sehr stark in Varikositäten zerfallen, etwa wie sie Ranvier in Fig. 249 B im technischen Lehrbuch der Histologie, S. 697, abbildet, so wird man völlig ausser Stande sein, in der breiten und fast gleichmässig gefärbten Masse die einzelnen Konstituenten zu unterscheiden.[1]) Wir fanden ja ganz das Gleiche auch in den Chromatophorennerven! Offenbar wird die Bildung von Varikositäten durch die Prozeduren bei der Goldbehandlung sehr begünstigt, sodass man dabei in der Regel körnelige, diffus

[1]) Ich sehe bei diesem Hinweis ganz ab von der Nomenklatur Ranviers und verweise diesbezüglich auf die Darstellung von Tuckett (Journ. of Physiol., Bd. 19, S. 267, 1896), in welcher die Geschichte der Namen „Remaksche Fasern und Fibrillen" eingehend und klar auseinander gesetzt wird.

gefärbte breite Massen erhält Auch bei der Methylenblaubehandlung kommt es sehr auf die spezielle Technik an. Ausdrücklich möchte ich bemerken, dass jene Methylenblaupräparate, in welchen eine solche diffuse Färbung dicker Nervenstränge vorhanden ist, sich bei der Durchsicht stets als die schlechteren („hässlicheren, unnatürlich aussehenden“) erweisen.

Noch viel schlagender als durch den Vergleich der Methylenblaupräparate untereinander ergibt sich aber die Richtigkeit meiner Auffassung auf einem anderen Wege. An allen guten Golgipräparaten lässt sich nämlich nachweisen, dass der perimuskuläre Plexus von Gerlach aus Bündelchen isolierter Nervenfasern besteht. Zwar können sich diese streckenweise so dicht aneinander legen, dass man sie dort nicht gesondert wahrnehmen kann. Aber dass dies keine Verschmelzung ist, sieht man meist im weiteren Verlauf gelegentlich kleiner Biegungen oder Schlängelungen, wo dann die einzelnen Fäserchen, kleine Lücken zwischen sich lassend, auseinander treten können, so wie wir es auch an den entsprechenden Stellen der Chromatophorennerven gesehen haben. Nun wäre die Meinung an sich schon unhaltbar, dass bei den typischen Bildern der raschen Versilberungsmethode nach Golgi-Ramón bloss die Neurofibrillen imprägniert würden, vielmehr sind es immer die ganzen, oft ebenfalls varikösen Fasern. Ja noch mehr: ich besitze einige Präparate, — und zwei solche Stellen habe ich in meiner früheren Abhandlung abgebildet (Fig. 9 und 29) — wo der Übergang des Achsenzylinderfortsatzes der unipolaren Ganglienzellen des Froschherzens in den Grundplexus und weiterhin — wenigstens in Abbildung 9 — bis zum intramuskulären Plexus in seiner ganzen Länge übersehen werden kann. Hier zeigt sich nun unwiderleglich, dass in der Tat jede einzelne imprägnierte Faser des Grundplexus dem geraden Fortsatze einer Ganglienzelle, also einer vollen Nervenfaser entspricht.

Schliesslich ist es mir neuerdings auch gelungen, den geraden Fortsatz einer Ganglienzelle aus dem obersten Abschnitte des Ventrikels mit Methylenblau zu färben und auf diese Weise mich noch überdies von der Übereinstimmung der Ergebnisse dieser Färbemethode mit denen der Golgimethode zu überzeugen Die mit Methylenblau gefärbte Ganglienzelle mit ihrem geraden Fortsatze zeigte eine grosse Ähnlichkeit mit der in Fig. 13 meiner

früheren Abhandlung abgebildeten versilberten Ganglienzelle. Ihr Achsenzylinderfortsatz lief nämlich schwach gebogen nach rückwärts gegen die Atrioventrikulargrenze zu, was aber wahrscheinlich nur soviel bedeutet, dass er etwas weiter zentralwärts in einen Seitenast zur Muskulatur übergeht (vergl. S. 73 meiner früheren Abhandlung). Aufgefallen sind mir in diesem Präparate, sowie in einigen anderen die grossen Varikositäten, welche an den marklosen Nervenfasern im Ventrikel manchmal vorhanden sind, die aber doch wohl kaum mit kleinen Kernen verwechselt werden können.

Die soeben besprochenen Verhältnisse an Methylenblaupräparaten sind auch schon Smirnow[1]) aufgefallen und von ihm in folgender Weise beschrieben worden (l. c. S. 110 ff.): „Das perimuskuläre und das intramuskuläre Netz L. Gerlachs erscheinen oft als solche Netze auch an den mit Methylenblau bearbeiteten Präparaten, nämlich bei mittlerer Vergrösserung; aber bei genauerer Analyse und bei der stärksten Vergrösserung einiger Präparate gelang es mir, mich davon zu überzeugen, dass wir es hier ebenfalls mit einem Geflecht und nicht mit einem Netz zu tun haben, und zwar: die Fibrillenbündel des Achsenzylinders einer Nervenfaser, welche sich von den übrigen abgeteilt hat, gehen in eine andere Nervenfaser über, die nebenan liegt, oder sie durchkreuzen sich mit Bündeln von Nervenfibrillen einer anderen Faser. Deshalb muss man die scheinbaren oben genannten Netze L. Gerlachs für Geflechte von Fibrillenbündeln der Nervenfasern halten, d. h. für Geflechte der Achsenzylinderfibrillen. Es wäre sehr wichtig, festzustellen, ob wir es hier mit einem Geflecht aus den Primitivnervenfibrillen der Achsenzylinder einer und derselben Zelle oder mehrerer verschiedener Nervenzellen zu tun haben; das eine ist gleich wie das andere, meiner Ansicht nach, möglich.“ Die tatsächliche Beschreibung Smirnows stimmt, wenn man statt „Nervenfaser“ das Wort „Nervenstrang“ setzt, ganz mit dem überein, was ich ebenfalls finde. Auch ist es sehr wohl möglich, dass sich die Achsenzylinderfortsätze der Ganglienzellen des Herzens bei ihren vielfachen Teilungen schliesslich in feinste Nervenfasern auflösen, welche ausser dem Neuroplasma nur noch eine einzige Neurofibrille enthalten, obwohl dies nach dem Gesagten noch von niemanden wirklich nachgewiesen wurde. Unrichtig wäre nur die Auffassung, dass diese feinsten — sagen wir aus nur einer Neurofibrille samt dem zugehörigen Neuroplasma bestehenden — Nervenfäserchen mit den ihnen anliegenden zu dickeren Nervenfasern verschmelzen, wie dies Smirnow anzunehmen scheint, was aber in Wirklichkeit nur durch die diffuse Färbung in den Präparaten der ersten Art vorgetäuscht wird.

Die Golgi-Präparate geben aber über unsere Frage noch eine weitere, sehr wichtige Aufklärung. Die mit dieser Methode

[1]) Zur Frage von der Endigung der motorischen Nerven in den Herzmuskeln der Wirbeltiere. Anat. Anz., Bd. 18, S. 105, 1900.

im Grundplexus und seinen letzten Verästelungen (perimuskulärer Plexus Gerlachs) dargestellten Nervenfasern ziehen nämlich an den darin enthaltenen Kernen vorüber, ohne mit ihnen in Verbindung zu treten, auch bei allerreichster Imprägnation der Fasern bleiben diese Kerne in der Regel gänzlich frei vom Niederschlag. Sie liegen demnach nicht in den Verlauf der Nervenfasern eingeschaltet, sondern neben ihnen. Als Belege dafür können die Fig. 29, 34 und 36 meiner früheren Abhandlung gelten, in denen trotz reichster Nervenfärbung nirgends ein Kern des perimuskulären Plexus imprägniert ist. Neu füge ich jetzt noch in Fig. 13 auf Taf. XXI eine Stelle hinzu, an der man einen solchen nicht imprägnierten Kern in einem Nervenbündel zwischen den imprägnierten, sich teilenden Nervenfasern liegen sieht. Die Analogie mit den Methylenblaupräparaten der Fig. 11 und 12 springt in die Augen. Die Kerne liegen in allen Fällen nicht in, sondern an den imprägnierten oder gefärbten Nervenfasern. Freilich könnte es vorkommen, dass in manchen Golgipräparaten ausser den Nervenfasern gelegentlich auch diese Kerne mit imprägniert werden, so wie eben überhaupt ausser den nervösen Elementen alles mögliche andere sich mitunter imprägniert: Blutkörperchen, Bindegewebe, Endothelzellen, wohl auch die Kerne der bindegewebigen Kapsel der Ganglienzellen (vergl. S. 91 und die Stelle a der Fig. 15 in meiner früheren Abhandlung!) usf. Ich sage, sie könnten sich mit imprägnieren, denn sichere Beweisstellen dafür, wo dies gewiss der Fall ist, habe ich in meinen Präparaten nicht finden können. Es ist aber wohl möglich, dass sich hinter gewissen, auffällig dicken Varikositäten der Nervenfasern, die übrigens auch nicht häufig vorkommen, solche Stellen verbergen könnten, wo eine Mitinkrustation eines der Nervenfaser dicht anliegenden Kernes erfolgt war. Aber selbst wenn man dies annimmt, so bilden diese Stellen doch nur seltene und durch die Eigentümlichkeiten der Golgimethode leicht erklärbare Ausnahmen von der oben aufgestellten Regel, aus denen ein Rückschluss auf eine wirkliche Zusammengehörigkeit von Kern und Nervenfaser nicht gestattet wäre. Ganz und gar nicht aber dürfte man von einem Nervennetze sprechen, da diese Nervenfasern ja nicht miteinander anastomosieren.[1]) Eine Stelle,

[1]) Dass die einzelnen Fasern des perimuskulären Plexus nicht miteinander anastomosieren, spricht ganz ausdrücklich auch schon Jacques

wo ein Kern an einem Knotenpunkte des perimuskulären Geflechtes imprägniert wäre, findet sich in meinen zahlreichen Präparaten nirgends.

Mit dem so auf verschiedenen Wegen erbrachten Nachweis, dass die Kerne des perimuskulären Plexus mit den vorüberziehenden, mittels Methylenblau oder Silberchromat dargestellten Nervenfasern nicht zusammenhängen, fällt nun aber auch die Hypothese der Existenz von Nervennetzen im Herzmuskel wenigstens in der von Bethe aufgestellten Form. Freilich bestünde aber zunächst noch eine andere Möglichkeit. Es wäre denkbar, dass diese Kerne, welche den von den unipolaren Ganglienzellen des Froschherzens zur Muskulatur hinziehenden Nervenfasern anliegen, doch auch Kerne von Ganglienzellen sind, aber von solchen, welche sich mit Methylenblau und nach der Golgimethode gar nicht oder sehr schlecht färben, und deren Fortsätze vielleicht ein von den übrigen Nervenfasern unabhängiges Geflecht oder auch Netzwerk bilden. Ganz auszuschliessen ist diese Möglichkeit, mit Rücksicht auf das oben S. 393 erwähnte Verhalten der Methylenblaumethode, nicht. So hat ja neuerdings Carlson[1]) weitverzweigte Zellen aus dem Ventrikel des Salamanderherzens dargestellt, die er für Ganglienzellen hält und deren Fortsätze er in die benachbarten Nervenbündel übergehen sah. Es könnte sein, dass gerade das Herz des Salamanders ein günstiges Untersuchungsobjekt darbietet, bei welchem die Färbung dieser Zellen gelingt, während sie z. B. beim Frosch unmöglich ist. Es ist also gewiss zu verlangen, dass die Angaben von Carlson an seinem Objekt nachuntersucht werden. Dann wird auch zu diskutieren sein, in welcher Beziehung diese verzweigten Zellen Carlsons zu den von Smirnow[2]) und mir[3]) in geringer Zahl im Froschherzen gefundenen multipolaren Ganglienzellen stehen. Für unsere diesmaligen Überlegungen können wir aber davon ganz absehen. Denn selbst wenn sich die Annahme eines derartigen besonderen

aus (Recherches sur les nerfs du coeur chez la grenouille et les mammifères. Journ. de l'anat. et de la physiol., 1894, S. 635, zitiert in meiner früheren Abhandlung, S. 97.

[1]) Die Ganglienzellen des bulbus aortae und der Kammerspitze beim Salamander (Necturus macul.). Pflügers Arch., Bd. 109, S. 51, 1905.

[2]) Zur Kenntnis der Morphologie der sympathischen Ganglienzellen beim Frosche. Anat. Hefte, Bd. 14, S. 409, 1900.

[3]) His' Arch., 1902, S. 91 ff.

Ganglienzellsystems im Herzen künftig bestätigen lassen sollte,[1]) so fiele dies keineswegs mit der Betheschen Nervennetzhypothese zusammen.

Dies geht ausser aus dem früher Gesagten noch aus folgendem hervor, was ich zur Klärung der Sachlage noch besonders hervorheben möchte. Bethe gibt an (auf S. 95 seines Buches), dass die Nervenfasern, welche die Bidderschen Ganglien an ihrem distalen Ende verlassen, in die Nervennetze der Kammer übergehen und zwar gewöhnlich bald in eine von den kleinen, dem Netze eigentümlichen Ganglienzellen, „deren Fortsätze zum Teil in die Muskulatur gehen, zum Teil mit den Fortsätzen anderer solcher Zellen Anastomosen eingehen.“ Nach Bethe sind also die Ganglienzellen des Netzes in den Weg der vom Bidderschen Ganglion zur Ventrikelmuskulatur hinziehenden Nervenfasern eingeschaltet, liegen nicht neben ihnen und bilden demnach kein für sich abgeschlossenes, unabhängiges Netz. Nun habe ich gleichfalls mehrmals die Ausstrahlung der Scheidewandnerven in den Ventrikel hinein nach Golgi-Ramón imprägniert und auch hier dieselben Verhältnisse gefunden, wie sie oben S. 404 angegeben wurden, d. h. niemals sind bei Golgipräparaten neue Netzganglienzellen in den Verlauf dieser Nervenfasern eingeschaltet. Ja, ich besitze ein Präparat, in welchem ich direkt den geraden Fortsatz von Ganglienzellen in den Ventrikel hinein verfolgen kann, der sich dann im Ventrikel gerade so als selbständige Faser eines Nervenbündels darstellt, wie dies oben allgemein besprochen wurde. Übrigens stammt die Abbildung 39, die Bethe als Beleg für seine Angaben beifügt, allem Anschein nach aus einem Methylenblaupräparate mit distinkt gefärbten Nervenfasern, gehört also zu den oben so genannten „Bildern der zweiten Art“. Wie auch bei diesen der Anschein entstehen kann, dass die einzelnen Nervenfasern Ausläufer von Gerlachschen Kernen sind, das ist leicht zu verstehen, wenn man sich in meiner Fig. 12 den Kern intensiv mit Methylenblau gefärbt denkt.[2]) Es würde

[1]) Die physiologische Seite dieser Annahme, d. h. die Frage nach der Existenz eines von der Endausbreitung des Vagus und Accelerans gesonderten Nervennetzes für die Leitung der Erregung im Herzen, habe ich schon vor längerer Zeit in Pflügers Archiv (Bd. 72, S. 455 ff., 1898) ausführlicher erörtert.

[2]) Ob sich diese Kerne bei der Methylenblaubehandlung mitfärben oder nicht, hat man gar nicht in der Hand. In manchen Präparaten finden sich viele gefärbt, in manchen gar keine.

dann geradezu unmöglich sein, zu entscheiden, ob die an den Kern herantretenden Nervenfasern sich, wie man bei fehlender Färbung desselben sieht, neben und über ihm durchkreuzen und verflechten, oder ob sie mit ihm verschmelzen. Übrigens dürften — soweit sich dies nach der blossen Abbildung ohne Kenntnisnahme des Präparates selbst beurteilen lässt — die ganz kleinen von Bethe auch mit z bezeichneten Stellen in seiner Fig. 39 wohl zu jenen schon von Gerlach erwähnten etwas grösseren, aber kernlosen Neuroplasmaanhäufungen an der Teilungsstelle von Nervenfasern gehören (vergl. hierzu die Teilungsstelle b in meiner Fig. 12!).

Bei dieser Gelegenheit sei auch darauf hingewiesen, dass die Ganglienzellen des Bidderschen Ganglions denselben Bau und dieselbe Verbindung mit Nervenfasern aufweisen, wie die übrigen Ganglienzellen des Froschherzens, und dass sich keinerlei Nachweis dafür erbringen lässt, dass sie zwischen das „Nervennetz“ der Vorkammer und der Kammer zwischengeschaltet sind. Das intramuskuläre Nervengeflecht der Vorkammern geht vielmehr mitsamt der Muskulatur neben den Bidderschen Ganglien ohne Unterbrechung von den Vorhöfen auf die Kammer über, wie ich seinerzeit[1]) vielleicht etwas zu kurz, aber nachdrücklich genug, erwähnt habe. Wie Bethe (l. c. S. 94) zu der entgegengesetzten Meinung kommen konnte, ist mir unklar.

Wenn nun nach dem Gesagten zwar die Möglichkeit, dass unter den Kernen des perimuskulären Plexus vielleicht auch einige Ganglienzellkerne enthalten sind, nicht unbedingt ausgeschlossen werden kann, so ist es doch zum mindesten höchst unwahrscheinlich, dass diese Annahme für alle solchen Kerne gelten sollte. Ich will dabei ganz absehen davon, dass ja, wie bereits Gerlach anführt, ihr „Habitus“ dieser Annahme Schwierigkeiten macht, sondern möchte nur nochmals darauf hinweisen, dass sich Kerne in voller Kontinuität vom perimuskulären Plexus an zurück in die dickeren Stämmchen des Grundplexus und in die Scheidewandnerven hinein reichlich vorfinden. Wir stossen daher auch hier wieder auf dieselben Verhältnisse, wie wir sie ganz ebenso schon bei den Chromatophorennerven beschrieben haben, und wie sie sich überhaupt an allen marklosen Nervenbündeln, insbesondere den postganglionären sympathischen Nervenfasern vor-

[1]) Pflügers Arch., Bd. 72, S. 455, 1898; His' Arch., 1902, S. 103. Die an der letzteren Stelle gemachte Einschränkung bezieht sich bloss auf die unentschiedene Frage, ob ein kontinuierliches Netz oder ein blosses Nervengeflecht anzunehmen sei.

finden. Wir müssen daher, wenn wir die Frage nach der Natur dieser Kerne im Herzen beantworten wollen, ganz allgemein die Verhältnisse bei den postganglionären sympathischen Nervenfasern ins Auge fassen. Hier geben uns nun zunächst Aufklärung die Untersuchungen von Tuckett.[1]) Dieser fand die einzelnen marklosen postganglionären Nervenfasern (z. B. vom Ganglion cervicale superius) umgeben von einer Scheide, in welche Kerne eingelagert waren, und er vermutet, dass diese Scheide eine Fortsetzung der Kapsel sei, welche die sympathischen Ganglienzellen umgibt. Mit der Methylenblaumethode hatte kurz vorher A. S. Dogiel[2]) in der Gallenblase von Säugetieren an den Achsenzylinderfortsätzen der sympathischen Nervenfasern ovale Kerne dargestellt. Zuweilen konnte er beobachten, dass ein solcher Kern von einer feinen Protoplasmaschicht umgeben war, welche sich an den Polen des Kernes in einen feinen Fortsatz in die Länge zog, sodass das ganze Gebilde eine spindelförmige Gestalt erhielt, d. h. in der Tat als eine Zelle erschien. Ob diese spindelförmigen Zellen zur Schwannschen Scheide gehören, oder ob sie dem Achsenzylinderfortsatze selbst unmittelbar aufliegen, das liess er unentschieden. Es ist nun eigentlich ganz selbstverständlich, dass man solche dicht an einzelnen Nervenfasern anliegende Kerne auch im Grundplexus der Herzmuskulatur bei der Methylenblaufärbung findet, wo sie dann oft etwas intensiver gefärbt sind und mit ihrer Nervenfaser in ein Gebilde verschmelzen. Fraglich aber ist es, ob man die Kerne des perimuskulären Plexus alle hierher rechnen kann. Diese erscheinen — wenigstens zu einem Teile — doch wohl zu gross, als dass sie nur einer daneben hinziehenden Nervenfaser angehören könnten und ich halte es daher auch heute noch für richtiger, diese grösseren Kerne als Kerne der bindegewebigen Hülle des ganzen Nervenbündels, nicht bloss einer einzelnen Faser daraus, zu deuten. Indessen möchte ich mich in diesem speziellen Punkt jetzt doch etwas zurückhaltender aussprechen, als in meiner früheren Abhandlung. Denn es ist zu bemerken, dass auch die von A. S. Dogiel in der oben zitierten Abhandlung abgebildeten

[1]) On the structure and degeneration of non medullated nerve fibres. Journal of Physiol., Bd. 19, S. 267, 1896. Hier auch die frühere Literatur darüber.

[2]) Zur Frage über den feineren Bau des sympathischen Nervensystems bei den Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 46, S. 311 und 394 ff. 1895.

Kerne oft sehr beträchtlich breiter sind als die zugehörigen feinen Nervenfasern. Ich möchte es daher heute bloss als wahrscheinlich bezeichnen, dass unter den Kernen der marklosen Nervenbündel des Grundplexus zweierlei Arten zu unterscheiden sind: solche, welche nur einzelne Nervenfasern umscheiden (Dogiel, Tuckett), und solche, welche der bindegewebigen Hülle des ganzen Nervenbündels angehören.

Ob auf den Unterschied, welchen die Kerne der Figuren 10 und 12 einerseits und der Figuren 11 und 13 andererseits zeigen — die ersteren sind homogen, die letzteren fein granuliert — ein besonderes Gewicht zu legen ist, vermag ich vorläufig noch nicht anzugeben.

Es wäre schliesslich noch meine Aufgabe, auf die Frage der Nervennetze in den Blutgefässen einzugehen, doch kann ich mich darüber ganz kurz fassen. Erstens müssen wir nämlich schon von vornherein voraussetzen, dass die Verhältnisse an den Gefässen ähnlich liegen, wie am Herzen, und gar die oberen Hohlvenen, von denen unsere Figuren 10 und 11 herstammen, müssen wir ja schon zu den Gefässen selbst rechnen. Andererseits wurden im letzten Jahre in meinem Laboratorium Versuche angestellt, welche vorläufig ergaben, dass nach Durchschneidung der postganglionären sympathischen Gefässnerven für eine bestimmte Region sich in der Gefässwand dieses Gebietes mit der Methylenblaumethode nur noch spärliche Reste von Nervengeflechten nachweisen lassen, dass sie im übrigen, wie sich durch anderweitige Beobachtungen noch mehr erhärten liess, degenerieren. Hier liegt also offenbar kein selbständiges peripheres Ganglienzellsystem vor, — was natürlich auch wieder einen Wahrscheinlichkeitsrückschluss auf das Herz gestattet. Leider wird sich die Veröffentlichung dieser Untersuchung aus äusseren Gründen noch einige Zeit hinausziehen. Während dieses Problem bearbeitet wurde, erschien eine Abhandlung von Lapinsky,[1]) welcher zu demselben Resultate kam.[2]) Derselbe Autor hatte übrigens schon

[1]) Zur Frage über die Beteiligung der Nervenstämme der hinteren Extremität an der vasomotorischen Innervation der distalen Gebiete derselben und über die Veränderung der vasomotorischen Elemente sowie der Gefässe selbst der Hinterpfote nach Beschädigung des nervus ischiadicus. Virchows Arch., Bd. 183, S. 1, 1906.

[2]) Wenn hier von zwei Seiten zu gleicher Zeit und unabhängig voneinander dasselbe Resultat gefunden wurde, so kann das wohl als eine erfreuliche gegenseitige Bestätigung bezeichnet werden.

in einer vorausgehenden Abhandlung[1]) seine Meinung über die Kerne der Nervennetze an den Blutgefässen dahin geäussert, dass hier keine Ganglienzellen, sondern Kerne einer strukturlosen Nervenscheide vorliegen. Ich muss mich aus den angegebenen Gründen jetzt ebenfalls in gleichem Sinne aussprechen, und benütze diese Gelegenheit, um eine irrtümliche Meinung, die ich in Nagels Handbuch der Physiologie des Menschen[2]) ausgesprochen habe, zurückzunehmen. Ich hatte geglaubt, dass die von Bethe angenommenen Ganglienzellen identisch seien mit den von verschiedenen Autoren beschriebenen, bald als Ganglienzellen, bald als Bindegewebszellen bezeichneten, verzweigten Zellen, welche von S. Mayer[3]) zum Teil als verzweigte glatte Muskelzellen gedeutet werden. Nachdem ich aber jetzt diese Zellen aus eigener Erfahrung kennen gelernt habe, muss ich diese Äusserung zurücknehmen. Die Rouget-Mayerschen Zellen sind viel kleiner als die sogenannten „Ganglienzellen" der Nervennetze von Bethe, sodass sie mit ihnen kaum verwechselt werden können. Es kann sich daher bei den Kernen der Nervengeflechte an den Gefässen auch wieder nur um Kerne von Nervenhüllen handeln. Ob es eigentliche Bindegewebszellen oder Kerne einer Schwannschen Scheide sind, lasse ich dahingestellt.

Résumé.

Wenn wir die oben dargelegten eigenen Untersuchungen mit denen der anderen Autoren zusammenfassen, so finden wir in der gesamten glatten und der ihr verwandten Muskulatur der Wirbeltiere und Cephalopoden gemeinschaftliche, überall wiederkehrende Innervationsverhältnisse: Aus den zur Muskulatur hinziehenden Nervenbündeln bildet sich durch Abschwenkungen und Teilungen der in ihnen enthaltenen gröberen Nervenfasern zunächst ein Nervengeflecht, der Grundplexus, der insbesondere in der Nähe der Eintrittsstelle der Nervenbündel stark entwickelt ist, dann sich aber immer feiner aufteilt, sodass er schliesslich

[1]) Die Gefässinnervation der Hundepfote. Dies Arch., Bd. 65, S. 623, 1905. Hier ist auch die frühere Literatur angegeben.

[2]) Bd. I, S. 307, unten.

[3]) Die Muskularisierung der kapillaren Blutgefässe. Nachweis des anatomischen Substrats ihrer Kontraktilität. Anatom. Anzeiger, Bd. 21, S. 442, 1902.

nur noch aus wenigen nebeneinander laufenden Nervenfasern besteht, der aber vor allem dadurch charakterisiert ist, dass er von der Verlaufsrichtung der Muskelzüge unabhängig ist, oft geradezu quer über sie hinwegzieht. Von diesem Grundplexus gehen kürzere oder längere Verbindungsstücke ab (etwa dem perimuskulären Plexus von Gerlach und dem intermediären Plexus von Klebs entsprechend, die aber als allmählicher Übergang vom Grundplexus zum Endplexus kaum als gesonderte Plexus bezeichnet werden können) zu einem Geflecht, dem Endplexus, dessen einzelne Nervenfädchen längere Strecken ganz dicht an den Muskelzellen, welche die Muskelbündel oder Muskelschichten konstituieren, hinziehen und infolgedessen die Anordnung der Muskulatur sehr genau wiedergeben. Wo die Nervenfärbung möglichst vollständig gelingt, findet man, dass im Endplexus die Nervenfädchen ohne Aufhören sich fortwährend weiter verfolgen lassen, freie Nervenenden also nicht vorhanden sind (Herzmuskel der Amphibien bei der Golgi-Imprägnation) oder die Nervenfasern an die Gegend des Muskelkernes herantreten und dann, ohne zu endigen, schleifenförmig umbiegen und von dem innervierten Muskel wieder wegziehen (Chromatophorenmuskeln). Daraus folgt, dass die bei unvollständiger Färbung beobachteten sogenannten knöpfchenförmigen freien Enden dieser Nervenfasern Kunstprodukte sind, dass in Wirklichkeit vielmehr mindestens die Teiläste einer jeden einzelnen zur Muskulatur hinziehenden Nervenfaser unter sich ein wahres Endnetz bilden. Ob solche netzförmige Verbindungen auch zwischen Nervenfasern verschiedener Herkunft bestehen, ob also ein kontinuierlich durchgehendes Endnetz in diesen Muskeln vorhanden ist, liess sich nicht entscheiden. Wenn aber ein solches kontinuierliches Nervennetz wirklich bestehen sollte, so wird es von den Fädchen des Endplexus gebildet, die Fasern des Grundplexus anastomosieren nicht miteinander. Spezifische Nervennetze im Betheschen Sinne, die aus breit anastomosierenden Ganglienzellen gebildet werden sollen, sind in der untersuchten Muskulatur nicht vorhanden. Die Betheschen „Ganglienzellen der Nervennetze“ in der Herz- und Gefässmuskulatur der Wirbeltiere sind höchst wahrscheinlich Kerne von Nervenhüllen, welche bei manchen Untersuchungsmethoden (in Gold- und manchen Methylenblaupräparaten) mit den vorüberziehenden Nervenfasern zu einer gemeinschaftlichen Masse ver-

schmolzen erscheinen, während man mit anderen Methoden (Methylenblau in gewissen Fällen, insbesondere aber mit der Golgimethode) ganz sicher nachweisen kann, dass die Nervenfasern mit diesen Kernen in keinem Zusammenhang stehen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXI.

Die Fig. 1—4 und Fig. 7 sind von A. Kirchner (Leipzig), die Fig. 5, 6, 8—13 von meinem Assistenten Herrn Dr. Eugling gezeichnet worden.

Fig. 1. Fünf nebeneinander liegende, verschieden grosse Chromatophoren aus der Haut von Loligo vulgaris mit sich gegenseitig überkreuzenden Radiärmuskelfasern. Die letzteren und ihre Kerne mit Methylenblau gefärbt. Fixierung mit Ammonpikrat. Zeiss' Obj. A. Beschreibung im Text S. 367 ff.

Fig. 2. Nervengeflecht aus der Chromatophorenschicht der Haut von Loligo vulgaris. Alles Gezeichnete, bis auf die dunklen Flecken, welche Pigmentkörper von Chromatophoren darstellen, sind mit Methylenblau gefärbte Nervenbündel. Die Nervenbündel a, b und c ziehen entlang von Radiärmuskeln zu einer nicht gezeichneten Chromatophore. Zeiss' Obj. A. Beschreibung im Text S. 370, 373 ff., 381.

Fig. 3. Verästelung einer breiten Nervenfaser des Grundplexus bis in die Nervenzweige zu den Chromatophoren. Loligo vulgaris. a Stammnervenfaser. b, c, d Bündelchen des Grundplexus mit sehr wenigen gefärbten Nervenfasern. e stark geschlängelter Nervenzug an einer kontrahierten (abgerissenen?) Radiärfaser. f, g Nervenfasern, welche zur rechtsgezeichneten Chromatophore hinziehen. Der Nerv h zieht über die rechte Chromatophore hinweg. Methylenblaufärbung; Fixierung mit Ammonpikrat. Gezeichnet mit Zeiss' D, Ok. 3, nachkontrolliert mit Immersion. Beschreibung im Text S. 371, 381.

Fig. 4. Guirlandenförmige Nervenschlingen von einer Radiärfaser zur anderen in der Nähe des Chromatophorenkörpers. Loligo vulgaris. Färbung etwas diffus, sodass der Eindruck eines einheitlichen blassen Nervenstranges mit schärfer tingierten Fädchen zustande kommt. a, b Nervenschlingen, welche von der Guirlande abgehen und auf der Oberfläche des Muskels sich ausbreiten. c, d, f, g scheinbare freie Enden von Nervenfasern. Vergl. dazu die Beschreibung im Text S. 375, 377, 379. Methylenblau, Ammonpikrat. Gezeichnet mit Zeiss' Immers. 1,30, Komp.-Ok. 4, etwas verkleinert.

Fig. 5 und 6. Zwei Stellen eines Bündels von Nervenfasern, welche an einer Radiärfaser entlang laufen und sich in Fig. 5 nicht voneinander sondern lassen, in Fig. 6 aber auseinander treten.

Schärfere Tingierung der Nervenfasern als in Fig. 4. Das Ende x der Fig. 6 ist gegen die Stelle der Fig. 5 (und den Pigmentkörper der Chromatophore) hin gerichtet. Methylenblau, Ammonpikrat. Gezeichnet mit Zeiss' hom. Immers. 1,30, Komp.-Ok. 4, kontrolliert mit Komp.-Ok. 12 und 18. Beschreibung im Text S. 375 ff.

Fig. 7. Nervengeflecht der Flossenmuskulatur. Sepia elegans. Aufsicht auf zwei Längsmuskelschichten A und B; letztere gibt den schrägen Zug C ab. D tiefere Partie der Längsschicht B. E Aufsicht auf die Transversalmuskelschicht. a, b, c Nervenfasern. Genauere Beschreibung im Text S. 384. Methylenblau, Ammonpikrat. Zeiss' D, Ok. 3.

Fig. 8. Nervenscheide mit Kern an einer marklosen Nervenfaser von Loligo vulgaris. a Nervenscheide, b Kern derselben, c Teilung der Nervenfaser, der dünnere Teilast intensiver gefärbt als der andere, d Knickung der Nervenfaser. Methylenblau-Ammonpikrat. Zeiss hom. Immers. 1,30, Komp.-Ok. 4. Beschreibung im Text S. 391.

Fig. 9. Unipolare periphere Ganglienzelle in der Haut von Loligo vulgaris, in einem Nervenbündel liegend. Methylenblau, Ammonpikrat. Zeiss' hom. Imm. 1,30, Komp.-Ok. 4.

Fig. 10. Nervenstrang des „perimuskulären" Plexus mit Kernen von der oberen Hohlvene des Froschherzens. Methylenblau, Ammonpikrat. Zeiss' homogene Immers. 1,30, Komp.-Ok. 4. Beschreibung im Text S. 398 ff.

Fig. 11. Nervenbündel des Grundplexus mit Kern von der oberen Hohlvene des Froschherzens. Methylenblau, Ammonmolybdat-Osmiums. Zeiss' hom. Immers. 1,30, Komp.-Ok. 4. Beschreibung im Text S. 398 ff.

Fig. 12. Nervenbündel des perimuskulären Plexus mit Kern aus der Vorhofswand des Froschherzens. Methylenblau, Ammonmolybdat-Osmiumsäure. Zeiss' hom. Immers. 1,30, Komp.-Ok. 4. Beschreibung im Text S. 398 ff.

Fig. 13. Nervenfasern aus dem Grundplexus der Vorhofscheidewand. Golgipräparat mit nicht imprägniertem Kern bei a. b Teilungsstelle einer Nervenfaser mit besonders grosser Varikosität. Zeiss' hom. Immers. 1,30, Komp.-Ok. 4, Beschreibung im Text S. 404.

Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.), nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion.

Von

Friedrich Meves in Kiel.

Hierzu Tafel XXII—XXVI und 5 Textfiguren.

Inhaltsangabe.

Einleitung.

A. Spezieller Teil.
- I. Material und Methode der Untersuchung.
- II. Vermehrungsperiode.
- III. Wachstumsperiode.
- IV. Reifungsperiode.
  - 1. Erste Reifungsteilung.
  - 2. Zweite Reifungsteilung.
- V. Die ferneren Schicksale der Teilungsprodukte.

B. Allgemeiner Teil.
- I. Bedeutung der Richtungskörperbildung im Bienenhoden.
- II. Heutige Anschauungen über Chromatinreduktion.
  - 1. Aus der Geschichte des Reduktionsproblems.
  - 2. Die Kopulation der Chromosomen.
    - a) Ältere Angaben.
    - b) Die Synapsis.
    - c) Endweise Kopulation der Chromosomen.
    - d) Parallele Kopulation der Chromosomen.
- III. Meine Auffassung der Chromatinreduktion.
- IV. Das Verhalten des Chromatins im Bienenhoden.
- V. Centriolen.
- VI. Mitochondrien.

Einleitung.

Im Herbst 1903 habe ich im anatomischen Anzeiger vorläufig mitgeteilt, dass die Reifungsteilungen im Hoden der Honigbiene und der Hummel nach Art der Richtungskörperbildung verlaufen. Die Spermatocyten erster Ordnung bei den genannten Hymenopteren stossen, ebenso wie sonst Eier bezw. Ovocyten erster Ordnung, nacheinander zwei „Richtungskörper" aus. Von

diesen besitzt jedoch nur der zweite einen Kern, während der erste ausschliesslich aus Cytoplasma besteht. Bei der Bildung des ersten Richtungskörpers wird die Teilung des Kerns eingeleitet, kommt aber nicht zur Ausführung.

In einem Nachtrag konnte ich ferner mitteilen, dass die erste Reifungsteilung bei der Wespe (Vespa germanica) in gleicher Weise wie bei der Biene und Hummel vor sich geht, während die zweite zur Bildung zweier gleichgrosser und gleichbeschaffener Tochterzellen führt.

Die vorliegende Abhandlung, deren Fertigstellung durch meine Untersuchungen über Amphibienblut um ein paar Jahre verzögert wurde, beschäftigt sich ausschliesslich mit der Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen bei der Honigbiene. Den Hoden der Hummel habe ich dieses Mal ganz bei Seite gelassen. Das mir von diesem Tier vorliegende relativ spärliche Material gestattete wohl die schon 1903 von mir gemachte Feststellung, dass der Verlauf hier der gleiche ist wie bei Apis mellifica, erlaubte aber kein tieferes Eindringen in Details, wie z. B. in das Verhalten der Centriolen und der Mitochondrien.

Die Spermatocytenteilungen bei der Wespe werde ich demnächst mit Herrn Dr. J. Duesberg in Lüttich gemeinsam schildern; der von Duesberg bearbeitete Teil, welcher das Verhalten der Mitochondrien behandelt, ist bereits seit längerer Zeit druckfertig.

A. Spezieller Teil.

I. Material und Methode der Untersuchung.

Die Samenbildung spielt sich bei der Biene wie auch sonst vielfach bei den Insekten während des Embryonallebens ab, so dass bei dem ausschlüpfenden Imago nur noch fertige Samenfäden anzutreffen sind.

Beim Embryo befinden sich sämtliche Zellen des Hodens auf demselben oder annähernd demselben Entwicklungszustand.

Bei der Made sind ausschliesslich Spermatogonien vorhanden. Die Wachstumsperiode nimmt bald nach Beginn des Puppenstadiums ihren Anfang. Die Reifungsteilungen trifft man bei solchen Puppen, welche bereits einen grossen Kopf, aber noch völlig milchweisse Augen haben und (wie ich mit Hilfe einer in der Sammlung des Kieler zoologischen Instituts vorhandenen

Entwicklungsserie feststellen konnte) am elften Tag des Embryonallebens stehen. Bei Puppen mit sich bräunenden Augen (am zwölften Tag des Embryonallebens) enthalten die Hoden meistens keine Teilungen mehr, sondern bereits die ersten Stadien der Spermiogenese.

Die Beschaffung des Materials macht in den Monaten Mai, Juni und Juli keine Schwierigkeiten. Man lässt sich von einem Imker ein Stück Wabe mit Drohnenbrut, welche sich auf dem gewünschten Entwicklungsstadium befindet, herausschneiden. Weiter tut man gut, die Hoden, sofern man sie nicht frisch untersuchen will, möglichst bald zu fixieren. Wenn man Puppen vom elften Tag des Embryonallebens vor Fixierung der Hoden einer längeren (stundenlangen) Abkühlung aussetzt, kann man hinterher vielfach finden, dass die Reifungsteilungen einen abnormen Verlauf genommen haben; z. B. hat die zweite Reifungsteilung infolge Ausbleibens der Zellleibsteilung zur Entstehung zweikerniger Zellen geführt.

Bei der Made sieht man die kleinen Hoden durch die Haut des Rückens beiderseits von der Mittellinie hindurchschimmern. Man halbiert das Tier durch einen Scheerenschnitt vor oder hinter den Hoden und drückt diese in einer Schale, welche Fixierungsflüssigkeit enthält, heraus. Handelt es sich um Puppen, so trennt man das Abdomen durch einen Scheerenschnitt ab, welcher durch den vordersten Bauchring hindurchgeführt wird, bringt es in eine Schale mit Fixierungsflüssigkeit und übt einen sanften Druck darauf aus; der ganze Inhalt des Abdomens tritt dann heraus: die am elften Tage sehr grossen, weisslichen Hoden werden aus der Fixierungsflüssigkeit herausgefischt und in ein Glas mit derselben Fixierungsflüssigkeit übertragen.

Die Präparate, welche den sämtlichen Figuren auf Tafel XXII—XXVI zugrunde liegen, sind dieselben, welche mir schon 1903 bei der Abfassung meiner vorläufigen Mitteilung zur Verfügung gestanden haben. Von Fixierungsflüssigkeiten habe ich in erster Linie Hermannsches und Flemmingsches Gemisch angewandt, und zwar beide mit dem gleichen Quantum destillierten Wassers verdünnt. Bei Gebrauch des verdünnten Hermannschen Gemisches tritt, wie ein Vergleich mit dem frischen Objekt zeigt, eine Volumenänderung der Zellen nicht ein, während das

Flemmingsche Gemisch, auch wenn man es verdünnt anwendet, etwas Schrumpfung verursacht.

Die mit Paraffin durchtränkten Hoden wurden in Schnitte von 6—7 μ Dicke zerlegt und mit Eiweiss, kombiniert mit Wasser, auf den Objektträger aufgeklebt.

Zur Färbung habe ich vorwiegend Eisenhämatoxylin nach der Vorschrift von M. Heidenhain (96) benutzt. Durch diese Färbung kann man, wie ich bereits früher mitgeteilt habe, an Material, welches mit Flemmingschem Gemisch fixiert ist, ausser den Centriolen auch noch die Mitochondrien gefärbt erhalten; nach Fixierung in Hermannschem Gemisch bleiben dagegen die Mitochondrien ungefärbt, wodurch das Studium der Centriolen wesentlich erleichtert wird.

Für die Darstellung der Centriolen sowohl wie für diejenige der Mitochondrien kommt bekanntlich alles darauf an, den richtigen Ausziehungsgrad bei der Differenzierung zu treffen.

Ich verfahre daher folgendermassen: ich nehme stets zirka 12 Objektträger, von denen jeder mit 2—3 Reihen von Schnitten beklebt ist, gleichzeitig in Behandlung. Die Objektträger werden zunächst[1]) für 24 Stunden in einer 2—2 ½%igen Lösung von schwefelsaurem Eisenoxydammon, dann (nach kurzem Abspülen mit destilliertem Wasser) für ebenso lange Zeit in einer 1%igen Hämatoxylinlösung[2]) aufgestellt. Sie werden dann, nachdem sie mit Leitungswasser abgespült sind, möglichst gleichzeitig zur Differenzierung in die Beizflüssigkeit zurückgebracht. Aus dieser werden sie in kleinen Intervallen nacheinander wieder herausgenommen; die einzelnen bis hierher gleich behandelten Objektträger werden demnach verschieden lange extrahiert. Sie werden dann weiter mit fliessendem Wasser zirka ¼ Stunde lang ausgewaschen und in Kanadabalsam eingeschlossen.

Bei einem derartigen Vorgehen hat man offenbar Aussicht, wenigstens in einigen Fällen, den richtigen Differenzierungsgrad

---

[1]) Wenn es sich um Untersuchungsobjekte handelt, bei denen geschwärzte Fettgranula den Centriolennachweis stören könnten, bringe ich die Objektträger vorher auf mehrere (bis 24) Stunden in Terpentin, wie ich schon 1899 in Bd. 54 dieses Archivs, S. 331, Anm., angegeben habe.

[2]) Die 1%ige Hämatoxylinlösung bereite ich mir nach der Vorschrift von M. Heidenhain (96) in der Weise, dass ich 1 Teil einer vorrätig gehaltenen 10%igen alkoholischen Lösung von Haematoxylinum purissimum mit 9 Teilen destillierten Wassers verdünne.

zu treffen. Jedoch kann man auch dann niemals mit Sicherheit auf einen Erfolg rechnen. Ist er ausgeblieben, so muss man weiter färben, wobei dieselben Lösungen, speziell die Hämatoxylinlösung, immer wieder benutzt werden. Wirklich schöne Färbungen der Centriolen ergeben sich häufig erst nach monatelangem Arbeiten.

Die schärfsten Darstellungen der Chromatinstrukturen erhält man bekanntlich nicht unmittelbar an der Oberfläche eines mit Flemmingschem Gemisch fixierten Objekts, sondern in ihrer Nähe, innerhalb desjenigen Bereichs, wo die Osmiumsäure noch gut erkennbar gewirkt hat. Aus dieser Gegend stammen die Figuren der Taf. XXIV, welche speziell für die Verfolgung des Chromatins bestimmt ist. Die von den Centriolen ausgehenden Cytoplasmastrahlungen sind hier nur wenig deutlich.

Zur Demonstration der Mitochondrien in den Zellen des Bienenhodens habe ich bereits im Sommer 1903 ausser der Eisenhämatoxylinfärbung auch die Bendasche Methode, wie er sie 1901 in Bonn bekannt gegeben hat, angewandt. Der Erfolg war bei den am besten gelungenen Präparaten der auf Taf. XXV dargestellte. Durch die Härtung mit dem starken Flemmingschen Gemisch (mit wenig Essigsäure) war eine nicht unerhebliche Schrumpfung bewirkt worden; ferner war in meinen Präparaten auch das Chromatin meistens violett tingiert, während es nach Benda bei ganz gelungener Färbung braunrot oder schmutzig grau erscheinen soll.

Benda hat 1904 Unvollkommenheiten der alten Methode durch Modifikationen beseitigt und besonders neuerdings weitere noch nicht publizierte Verbesserungen getroffen. Herr Dr. Duesberg, der diese verbesserte Methode im Bendaschen Laboratorium kennen lernte, hat mit ihr im hiesigen Institut besonders an Wespenhoden gearbeitet und dabei mit verhältnismässig grosser Konstanz gute Resultate erzielt. Mir selbst haben von der Biene nur solche Benda-Präparate vorgelegen, welche noch nach der alten Bendaschen Methode von 1901 hergestellt waren.

Die Mitochondrien bezw. die Chondromiten des Bienenhodens sind übrigens schon im frischen Zupfpräparat sehr schön sichtbar. Sie sind neben den Kernen das einzige, was in den lebenden Zellen wahrzunehmen ist. Bei Zusatz von Essigsäure verschwinden sie, während die von den Centriolen ausgehenden Strahlungen

hervortreten. Meine Absicht, Abbildungen nach dem lebenden Objekt zu geben, habe ich leider nicht ausführen können. Übrigens sind die „Richtungskörper" am frischen Präparat schwierig zu erkennen; es ist deshalb nicht leicht, die Bilder, die man hier sieht, richtig einzuordnen.

II. Vermehrungsperiode.

(Fig. 1, 2, 7—13, 81.)

Der Hoden der Honigbiene besteht aus einer grossen Anzahl sog. solider Schläuche, langer zylindrischer Fäden, die kein Lumen haben, also eigentlich keine Schläuche sind. Jeder Faden geht an dem einen dem Hodenhilus zugekehrten Ende in einen Ausführungsgang über. Er setzt sich aus Spermatocysten zusammen, wie sie bei Insekten sehr verbreitet sind. Auf einem Querschnitt durch einen Faden (Fig. 2, 4) zählt man deren 4—6. Aussen wird er von einer Hüllhaut umkleidet.

Der Inhalt der Spermatocysten besteht bei der Made ausschliesslich aus Spermatogonien (Fig. 1, 2). Diese sind kegelförmig und hängen an den der Cystenmitte zugekehrten Spitzen durch homogen aussehende Spindelrestkörper unter einander zusammen. Sämtliche Spermatogonien einer Cyste stammen offenbar von einer gemeinsamen Ahnenzelle ab.

Der Kern jeder Spermatogonie liegt im basalen Teil der Zelle; er zeigt einen oder zwei grössere Chromatinklumpen und daneben ein spärliches Gerüstwerk (Fig. 7). Die Zellsubstanz enthält in ihrem, dem Cystenzentrum zunächst liegenden, vom Kern freien Teil zahlreiche Mitochondrien (Fig. 81). Centriolen habe ich in den ruhenden Zellen nicht nachweisen können.

Verschiedene Stadien der Mitose der Spermatogonien sind in den Figuren 8—13 dargestellt. Wenn man eine Äquatorialplatte in der Ansicht vom Pol vor sich hat, kann man leicht konstatieren, dass die Anzahl der Chromosomen 16 beträgt (Fig. 11). Die Mitochondrien liegen während der Mitose in Form von Körnern in der Umgebung der Teilungsfigur verstreut.

Die Tochterzellen nehmen immer wieder dieselbe Form und Anordnung an wie die Mutterzellen sie besassen; es müssen demnach nach Ablauf der Mitose noch erhebliche Umformungen und Umlagerungen der Zellen vor sich gehen.

Die Wand jeder Spermatocyste wird von grossen Zellen, Wand- oder Follikelzellen, gebildet, deren Cytoplasma reich an Mitochondrien ist.

Mit der Vergrösserung der Spermatocysten durch öfter sich wiederholende Teilung der Spermatogonien geht eine Vergrösserung und Vermehrung der Follikelzellen einher. Die Kernteilung der Follikelzellen erfolgt auf dem Wege der Mitose (Fig. 5 und 6). Dabei treten sehr viel mehr Chromosomen auf als bei der Mitose der Spermatogonien. In Fig. 6 (Polansicht eines Mutterstern-stadiums einer Follikelzelle) habe ich zirka 60 Chromosomen zählen können. Petrunkewitsch (01, S. 588) gibt an, dass in den Blastodermzellen des sich furchenden Bieneneies etwa 64 vorhanden sind. Diese Zahl dürfte auch für die Follikelzellen zutreffen.

III. Wachstumsperiode.

(Fig. 3, 4, 14—21, 60, 82—85, 113.)

Mit dem Eintritt in die Wachstumsperiode beginnen die Samenzellen sich zu vergrössern. Während sie bis dahin kegelförmig waren, nehmen sie nunmehr eine kugelige Gestalt an. Sie hängen nach wie vor durch Spindelrestkörper miteinander zusammen, aber nicht mehr wie früher alle miteinander im Centrum der Spermatocyste. Fig. 3 zeigt zwei Cystendurchschnitte aus einem Hodenschlauch im Beginn der Wachstumsperiode, Fig. 4 einen Querschnitt durch einen ganzen Hodenschlauch gegen Ende derselben Periode.

Mit den einzelnen Bestandteilen der Samenzellen gehen im Lauf der Wachstumsperiode folgende Veränderungen vor sich.

In den Kernen tritt ein deutlicheres Gerüstwerk auf: die grösseren Chromatinklumpen nehmen ihre Lage an der Kernwand.

In der Zellsubstanz zeigen sich körnig aussehende Mitomfäden, welche vielfach konzentrisch um den Kern herum angeordnet sind.

Am Spindelrestkörper konstatiert man bald nach Beginn der Wachstumsperiode, dass er an derjenigen Stelle, wo er die Zelloberfläche durchsetzt, um sich mit dem Spindelrestkörper der Nachbarzelle zu verbinden, von einem ringförmigen Band umfasst wird, das sich mit Eisenhämatoxylin schwarz färbt. Es handelt sich hierbei um ein ringförmiges „Zwischen-

körperchen", das im Anschluss an die Mitosen der Spermatogonien entstanden sein muss, wenn es auch früher nicht erkennbar war. Offenbar ist es mit der Vergrösserung der übrigen Zellbestandteile auch seinerseits gewachsen und dadurch leichter tingierbar geworden.

Auch die Centriolen, welche ich in den ruhenden Spermatogonien nicht habe auffinden können, werden bald nach Beginn der Wachstumsperiode nachweisbar und zwar erscheinen sie als zwei rundliche Körnchen, welche dicht neben einander unmittelbar an der Zelloberfläche gelegen sind.

Später (Fig. 17) sind sie meistens deutlich stäbchenförmig. Von den an die Zelloberfläche anstossenden Enden der Stäbchen gehen feine Fädchen ab, welche nach kurzem Verlauf mit kleinen Bläschen endigen. In Fig. 18 sieht man statt zweier Centriolen deren drei.

Auf einem weiteren Stadium (Fig. 19) sind zu den beiden zuerst vorhandenen Centriolen weitere kleinere hinzugekommen, welche ebenfalls an oder auch auf der Zelloberfläche liegen. Ich bezeichne sie als „Nebencentriolen" im Gegensatz zu den „Hauptcentriolen", welche durch ihre Grösse und die von ihnen ausgehenden Fädchen (mit Endbläschen) ausgezeichnet sind. Offenbar stammen die Nebencentriolen durch Teilung oder Knospung von den Hauptcentriolen ab. Anfangs sind sie in der Nachbarschaft dieser gelegen; später verteilen sie sich auf die ganze Zelloberfläche (Fig. 20, 21). Nicht selten gehen auch von einem oder mehreren der Nebencentriolen feine Fädchen ab, welche entweder frei endigen oder auch ihrerseits Bläschen tragen, die jedoch in der Regel nur sehr winzig sind.

Die Mitochondrien ordnen sich mit Beginn der Wachstumsperiode zu wellig verlaufenden Fäden, Chondromiten, zusammen, welche an einer Stelle der Kernperipherie angehäuft liegen (Fig 82). Diese Fäden sind anfangs dünn. Später werden sie dicker und breiten sich gleichzeitig mehr und mehr um den Kern herum aus (Fig. 83). Schliesslich umgeben sie ihn auf allen Seiten in Form einer Hohlkugel (Fig. 84, 85, 113). In der Wand dieser Hohlkugel hängen sie an vielen Stellen netzig miteinander zusammen, während sie an anderen, sich kreuzend, aneinander vorbeiziehen.

Die Follikelzellen strecken einige Zeit nach Beginn der Wachstumsperiode zwischen die Zellen des Cysteninneren lappige Fortsätze hinein, welche sich mehrfach verzweigen. Diese Fortsätze sind besonders reich an Mitochondrien (Fig. 4).

IV. Reifungsperiode.

1. Erste Reifungsteilung.

(Fig. 22—41, 61—71, 86—98, 114—123.)

Fig. 22—25, 61.

Im Anfang der ersten Reifungsteilung beginnen zunächst die beiden Hauptcentriolen, welche grösser und durch Fädchen mit grösseren Endbläschen ausgezeichnet sind, auseinander zu rücken (Fig. 22, 23). Diejenigen Stellen der Zelloberfläche, an denen sie auf ihrer Wanderung liegen, sind kegelförmig vorgebuchtet; die Centriolen nehmen die Spitzen der Kegel ein. Von jedem der beiden Centriolen geht ein Strahlenbüschel in den Zellleib hinein ab.

Zwischen den beiden Cytoplasmakegeln macht sich alsbald (Fig. 24) ein Unterschied bemerkbar, insofern als der eine kürzer und stumpfer, der andere länger und spitzer wird. Dasjenige Centriol, welches an der Spitze des längeren und spitzeren Kegels liegt (das obere in Fig. 24), gerät später in die sich bildende Knospe hinein, während das andere Centriol (das untere in Fig. 24) in der Mutterzelle zurückbleibt.

Die von den Centriolen ausgehenden Fädchen, welche mit Bläschen endigen, gehen zu Grunde: zuerst schwinden die Bläschen, während die Fädchen noch eine Zeitlang (bis zum Stadium der Fig. 28) erhalten bleiben können.

Der Kern nimmt seine Lage an der Basis des mehr stumpfen und kurzen Kegels. In seinem Innern ist der grössere Chromatinklumpen, welcher (Fig. 60) an einer Stelle der Kernmembran anlag, geschwunden. Offenbar ist er zum Aufbau der Chromatinstränge verwandt, welche (Fig. 61) [1] unter der Kernmembran aufgetreten sind.

Fig. 26 - 32, 62—67.

In der Folge verlängert sich der spitze Cytoplasmakegel unter weiterem Wachstum der von dem Centriol ausgehenden

[1]) Die Fig. 61 ist bei Einstellung auf die dem Beschauer zugekehrte Oberfläche des Kerns gezeichnet.

Fasern und verschmälert sich zugleich zu einem fadenförmigen Fortsatz. Der stumpfe Kegel dagegen wird eingezogen, indem das Centriol, welches die Kegelspitze einnimmt, nach innen vorrückt. Eine schirmartig angeordnete Strahlung zieht von dem Centriol aus über den Kern herüber (Fig. 26, 27).

Die Nebencentriolen, welche anscheinend regellos an der Zellperipherie verteilt lagen, führen währenddessen ebenfalls Bewegungen aus, jedoch ohne dass eine von ihnen ausgehende Strahlung zu beobachten wäre. Man konstatiert, dass sie sich mehr und mehr an einer Stelle der Zelloberfläche, und zwar stets in der Umgebung eines ringförmigen Zwischenkörperchens, ansammeln (Fig. 26, 27). Diese Stelle der Zelloberfläche ist für die Knospenbildung ausersehen. Sie hat zunächst keine bestimmte Lagerung zu den beiden Hauptcentriolen, welche auf diesem Stadium die Teilungspole darstellen. Später aber kommt sie demjenigen Centriol, welches vorher die Spitze des stumpfen Kegels einnahm, mehr und mehr gegenüber zu liegen und nähert sich demnach der Basis des fadenförmigen Fortsatzes. Gleichzeitig fängt sie an sich vorzubuchten (Fig. 28). Die Gesamtheit der hier vorhandenen Nebencentriolen übernimmt mehr und mehr die Funktion eines zweiten Teilungspoles, während das Hauptcentriol am Ende des fadenförmigen Fortsatzes augenscheinlich nur noch eine nebensächliche Rolle spielt.

Der fadenförmige Fortsatz, welcher eben erst vorgestreckt wurde, beginnt nunmehr sich zurückzubilden, indem die Cytoplasmafasern, welche von dem Centriol ausgehen, grösstenteils resorbiert werden. Er verkürzt sich immer mehr und verschwindet schliesslich ganz (Fig. 28—32). Das Centriol, welches an seiner Spitze lag, kommt in einer Reihe mit den Nebencentriolen zu liegen (Fig. 31, 32), ist aber einstweilen noch an seiner Grösse und einer schwachen von ihm ausgehenden Strahlung erkennbar.

Am anderen Hauptcentriol sind bis zum Stadium der Fig. 32 keine Veränderungen eingetreten.

Was geht währenddessen mit dem Kern vor sich? Der Kern bewahrt anfangs noch seine exzentrische Lage in der Nähe desjenigen Centriols, welches vorher die Spitze des stumpfen Kegels einnahm. Die unter der Kernmembran gelegenen Chro-

matinstränge zeigen eine deutliche Längsspaltung (Fig. 62)[1]. Durch Verkürzung und Verdickung der Spalthälften entstehen Doppelstäbchen, wie sie in Fig. 63 abgebildet sind. Fig. 62 und 63 sind beide bei Einstellung auf die dem Beschauer zugekehrte Oberfläche des Kerns gezeichnet. Die Chromosomen liegen also nur scheinbar im Kerninnern.

Mittlerweile ist der Kern mehr ins Innere der Zelle hinein verlagert worden. Gleich darauf macht sich eine Verkleinerung seines Volumens bemerkbar, welche wohl darauf beruht, dass Kernsaft in die umgebende Zellsubstanz übertritt. Gleichzeitig geben die Chromosomen ihre Lage unter der Kernmembran auf und geraten in die Kernhöhle hinein (Fig. 28, 29). In dieser treten Lininfasern auf, welche unregelmässig angeordnet sind und eine körnige Beschaffenheit zeigen; in Präparaten, welche mit Hermannschem Gemisch fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, findet man sie (in einiger Entfernung vom Schnittrand) vielfach ebenso schwarz wie das Chromatin gefärbt.

Ein weiteres Stadium zeigt die achromatische Spindel in der Entstehung begriffen. Der Kern spitzt sich an einer Stelle zu, sodass er birnförmig wird (Fig. 30, die beiden unteren Zellen). Die Spitze ist in der Regel auf dasjenige Hauptcentriol zu gerichtet, welches in der Mutterzelle zurückbleibt. Von dem zugespitzten Ende des Kerns strahlt ein kegelförmiges Bündel glatter Lininfasern ins Kerninnere hinein. Die Chromosomen sind gegen das Ende der Lininfasern an diese angeheftet. Es bildet sich also zunächst eine Halbspindel. Diese wird erst später in eine ganze übergeführt. Der Kern erscheint dann an zwei einander gegenüberliegenden Punkten zugespitzt, also spindelförmig.

Indem die Chromosomen in den Äquator der Spindelfigur eingeordnet werden, erfahren sie eine Umformung. Aus den Doppelstäbchen gehen Doppelkugeln hervor, deren Verbindungslinie der Spindelaxe parallel liegt. Jede Kugel entspricht offenbar einer Spalthälfte und ist durch weitere Verkürzung einer solchen entstanden (Fig. 64—67).

[1]) An einer Stelle im Kern der Fig. 62 haben sich zwei Spalthälften eine Strecke weit voneinander entfernt; wahrscheinlich handelt es sich hier um eine künstliche, durch das Reagens bewirkte Verzerrung.

Fig. 33—38, 68, 69.

Nachdem wir auch den Kern in seinem Verhalten bis zum Stadium der Fig. 32 bezw. 67 begleitet haben, wollen wir den Vorgang der Knospenbildung weiter verfolgen.

Die Vorbuchtung an der Stelle der Knospenanlage beginnt sich hügelartig vorzuwölben. Es sieht häufig so aus, als wenn der Zellleib in die entstehende Knospe ausgezogen würde. Das Hauptcentriol, welches bisher vielfach von den Nebencentriolen getrennt lag, vereinigt sich mit diesen. Sämtliche Centriolen sind nunmehr auf einem kleinen Bereich der Zellperipherie, an der Oberfläche der sich bildenden Knospe vereinigt, sodass es möglich ist, über ihre Zahl etwas auszusagen; dieselbe dürfte zirka 15 betragen. In den Figuren ist immer nur ein kleiner Teil der Centriolen gezeichnet, nämlich diejenigen, welche am Seitenrand der Knospe lagen.

Ausnahmsweise, wie in Fig. 36, kommt es vor, dass der fadenförmige Fortsatz, an dessen Spitze das eine der beiden Hauptcentriolen liegt, sich noch bis in spätere Stadien hinein erhält. In Fig. 36 entspringt er ausserdem entfernt von der Oberfläche der in Bildung begriffenen Knospe. Wahrscheinlich würde seine Basis später noch auf die Knospenoberfläche verlagert worden sein.

Das ringförmige Zwischenkörperchen, in dessen Umgebung die Nebencentriolen sich angesammelt haben, liegt entweder an der Spitze der Knospe oder an ihrer Seitenwand. Häufig findet man an der Oberfläche einer Knospe nicht nur ein, sondern zwei oder mehr ringförmige Zwischenkörperchen. Es zeigt sich, dass die sämtlichen in der Zelle vorhandenen Zwischenkörperchen hierhin verlagert werden.

Mit den Zwischenkörperchen bleiben die Spindelrestkörper in Verbindung Sie gelangen also in die Knospe hinein, sind jedoch in dieser nicht mehr abgrenzbar. Die homogene Beschaffenheit, welche die Knospe von ihrer Entstehung an im Innern zeigt, ist wahrscheinlich auf die Anwesenheit der Substanz der Spindelrestkörper zurückzuführen.

Im Kerninnern waren die Tochterchromosomen auf dem Stadium der Fig. 32 zum Auseinanderrücken vollständig fertig. Eine Trennung in zwei Tochtergruppen findet jedoch in der Folge nicht statt. Die Teilung bleibt vielmehr stehen und wird zuletzt rückläufig, ohne dass es zu einer Auflösung der Kernmembran

gekommen wäre. Die Chromosomen häufen sich, in der Regel in einer der beiden Spitzen des spindelförmigen Kerns, zu einem Komplex zusammen.

Fig. 39—42, 70, 71.

Die Cytoplasmaknospe gewinnt nun allmählich eine bestimmte (zylindrische) Form und schnürt sich an der Basis etwas ein (Fig. 39). An der Grenze zwischen Mutterzelle und Knospe tritt ein ringförmiges Zwischenkörperchen auf, welches sich folgendermaßen bildet. Von dem in der Mutterzelle zurückbleibenden Centriol erstreckt sich noch immer, wie schon auf dem Stadium der Fig. 26, eine schirmartig angeordnete Strahlung über den Kern herüber. Die der Kernoberfläche zunächst liegenden Fasern dieses Strahlenschirms treten in die Knospe ein und verlaufen unter ihrer Oberfläche ein Stück weit in sie hinein. An diesen Fasern, welche auf einem Querschnitt kreisförmig angeordnet sind, treten nun in der Höhe der Knospenbasis knötchenförmige Verdickungen auf. Später verlieren diese Knötchen ihren Zusammenhang mit dem Centriol, indem die Fasern, welche sie mit diesem verbinden, bis auf ein kurzes Stück resorbiert werden. Schliesslich schwinden die von den Knötchen ausgehenden Fasern gänzlich. Die Knötchen selbst werden durch die Zelleinschnürung etwas, wenn auch nur wenig, zusammengedrängt; sie schliessen sich, indem sie seitlich miteinander verschmelzen, zu einem Ring zusammen, welcher mit der Zelloberfläche in Berührung steht.

Das in der Mutterzelle zurückbleibende Centriol ist währenddessen nicht an Ort und Stelle liegen geblieben, sondern zeigt „telokinetische" Bewegungen. Nachdem es zunächst vielfach von der Zellwand weg und ein Stück hinein ins Zellinnere gewandert war, kehrt es an die Zellwand zurück und verschiebt sich unter ihr entlang, gegen die Basis der abgetrennten Knospe zu. Die Bewegung des Centriols wird von einer solchen des Kerns begleitet. Der Kern nimmt regelmässig eine solche Lage ein, dass seine Längsachse mit der Verbindungslinie von Centriol und Knospenbasis annähernd zusammenfällt oder dieser Linie ungefähr parallel läuft.

Es sei noch einmal darauf hingewiesen, dass die Kernmembran sich während des ganzen Verlaufs der ersten Reifungsteilung intakt erhält. Es sieht zuweilen so aus, als wenn sie an

den beiden zugespitzten Enden des Kerns unterbrochen wäre; in Wirklichkeit aber ist sie wohl nur ausgezogen und daher verdünnt.

Wie ich eben bereits bemerkt habe, werden die sämtlichen Zwischenkörperchen, welche in einer Zelle vorhanden sind, auf die sich bildende Knospe verlagert. Das Resultat davon ist, dass die Zellen nach Ablauf der ersten Reifungsteilung nur noch durch Vermittlung der ausgestossenen Richtungskörper zusammenhängen; diese selbst aber sind untereinander in derselben Weise wie die ganzen Zellen vor der Teilung verbunden. Fig. 59 zeigt eine grössere Anzahl erster Richtungskörper (etwa zehn), welche eine Kette bilden; bei fünfen von ihnen sieht man die zugehörigen Mutterzellen (welche das Muttersternstadium der zweiten Teilung bereits wieder hinter sich haben). An die Richtungskörper treten Fortsätze der Follikelzellen heran.

Verhalten der Chondromiten bei der ersten Reifungsteilung.

(Fig. 86—98, 114—123.)

Die Chondromiten waren am Ende der Wachstumsperiode in Form einer den Kern umgebenden Hohlkugel angeordnet. Im Beginn der Teilung geben sie diese Anordnung auf und ziehen sich an einer Stelle unter der Zelloberfläche, und zwar dort, wo später die Knospe auftritt, zu einem Knäuel zusammen (Fig. 87, 88).

Zu der Zeit, wo die Chromosomen in den Äquator einer Spindelfigur eingeordnet werden, liegt die Knospenanlage, an welcher das Chondromitom angehäuft ist, dem Centriol, welches in der Mutterzelle zurückbleibt, in den meisten Fällen bereits direkt gegenüber. Man konstatiert nun, dass das Knäuel Fäden aussendet, welche einen der Teilungsachse annähernd parallelen Verlauf annehmen. Sie sind in der Regel rund um den Kern herum verteilt, laufen aber von ihm entfernt, zuweilen sogar unmittelbar unter der Zelloberfläche (Fig. 90, 92, 115—117; vergl. auch den in Fig. 118 dargestellten optischen Querschnitt eines Stadiums wie Fig. 117).

Wenn die Knospe ihre definitive Form gewonnen hat, ist das ganze Chondromitom aufgebraucht und in eine Anzahl dickerer ungefähr gleich langer Fadensegmente zerlegt, welche dieselbe Richtung innehalten. Sie haben ihre periphere Lage aufgegeben und verlaufen nunmehr an der Oberfläche des spindel-

förmig gewordenen Kerns, welchen sie von allen Seiten, also mantelförmig, umhüllen[1]) (Fig. 96, 119—121; Fig. 122 stellt einen Querschnitt senkrecht zur Teilungsaxe durch ein Stadium wie Fig. 121 dar).

Bei aufrechter Stellung der Teilungsfigur (mit nach oben gerichteter Knospe) liegen die unteren Enden der Fäden ungefähr in derselben Horizontalebene, in einiger Entfernung vom Centriol der Mutterzelle, die oberen an der Knospenbasis. Ein Teil der Fäden senden in die Knospe verdünnte Fortsetzungen hinein.

Stellenweise (besonders häufig an den Enden, welche dem in der Mutterzelle zurückbleibenden Centriol zugekehrt sind) erscheinen die Fäden mehr oder weniger stark verdickt. Besonders an diesen Stellen kann man konstatieren, dass sie nicht solide sind, sondern Röhren darstellen. Als solche erscheinen sie vielfach aber auch in ganzer Länge. Die Wandung der Röhren ist intensiv färbbar, während das Innere hell erscheint (man vergleiche besonders die Figuren der Taf. XXVI).

Nach erfolgter Bildung der Knospe wird, wie ich bereits oben beschrieben habe, das in der Mutterzelle zurückgebliebene Centriol unter der Zelloberfläche entlang gegen die Knospenbasis zu verschoben. Die Chondromiten werden dabei so verlagert, dass ihre Richtung derjenigen Linie annähernd parallel bleibt, welche das Centriol mit der Knospenbasis verbindet. Bei starker Annäherung des Centriols an die Knospenbasis muss der Platz für die Chondromiten zu klein werden. Dann schieben sich ihre der Knospenbasis zugekehrten Enden unter dieser hinweg (Fig. 97, 98, 123). In Fig. 98 ist der grösste Teil der Chondromiten zu einem Bündel paralleler Stäbe zusammengehäuft, welche, unter der Knospenbasis gelegen, mit der ursprünglichen Teilungsachse einen rechten Winkel bilden. Die Lage des Centriols war in diesem Fall nicht festzustellen.

---

2. Zweite Reifungsteilung.

(Fig. 42—59, 72—80, 99—112, 124—139).

Fig. 42, 72.

Das Ausgangsstadium der zweiten Reifungsteilung bilden rundliche Zellen, denen an einer Stelle die ausgestossene Knospe

[1]) Liegt jedoch die Knospungsstelle und das hier zusammengezogene Chondromitom zu dem Zeitpunkt, wo die Spindel sich bildet, dem Centriol der Mutterzelle noch nicht gegenüber (Fig. 91), so kommen die Fäden, welche ausgesandt werden, sämtlich auf einer Seite des Kerns zur Entwicklung; sie bilden hier eine mehrfache Schicht (Fig. 93, 94, 95).

ansitzt. An der Grenze zwischen Mutterzelle und Knospe liegt ein ringförmiges Zwischenkörperchen. Das Centriol, welches sich am Ende der ersten Reifungsteilung der Knospenbasis genähert hatte, liegt ihr wieder gegenüber. Die von dem Centriol ausgehende Strahlung hat keine Rückbildung erfahren.

Der Kern ist meistens länglich mit abgerundeten oder zugespitzten Enden, sein Kontur häufig eingebuchtet. Der grösste Durchmesser des Kerns fällt in der Regel mit der Verbindungslinie zwischen Centriol und Knospenbasis zusammen oder liegt dieser Linie (ganz oder annähernd) parallel. Die Chromosomen, welche sich an einer Stelle des Kerninneren zu einem Komplex vereinigt hatten, scheinen in eine Art Gerüst übergegangen zu sein.

--

Fig. 43—45, 73—77.

Die Teilung beginnt nun damit, dass der Kern sich an dem einen Ende, und zwar an demjenigen, welches dem Centriol zugekehrt ist, von neuem oder stärker zuspitzt. Von dieser Spitze aus strahlt ein kegelförmiges Bündel von achromatischen Fasern, eine Halbspindel bildend, in den Kernraum hinein. Die divergierenden Enden der Fasern scheinen vielfach die Kernmembran zu durchbohren. Der Chromatinkomplex liegt zunächst neben der Halbspindel. Er zerlegt sich in unregelmässig gestaltete Partikel, welche sich ihrerseits, so viel ich sehen kann, direkt zu den (16) Doppelkugeln umwandeln, welche gegen Ende der ersten Teilung in die Bildung des Komplexes eingegangen waren. Demnach darf angenommen werden, was sich auf Grund der vorliegenden Bilder (Fig. 42, 72) bezweifeln liesse, dass die Doppelkugeln zwischen den beiden Reifungsteilungen ihre Individualität bewahren.

Die Spitze der Halbspindel tritt darauf (anders als bei der ersten Reifungsteilung) mit dem Centriol direkt in Verbindung. Die Chromatindoppelkugeln heften sich an die Enden der Halbspindelfasern an. Die Kernmembran bleibt nicht intakt, sondern zerreisst. Fetzen von ihr, die sich an Präparaten aus Flemmingschem Gemisch intensiv färben lassen, sind noch bis über den Schluss der zweiten Reifungsteilung hinaus in der Zelle nachweisbar.

Sodann tritt eine zweite Halbspindel auf, deren Fasern sonderbarer Weise von der Basis des ausgestossenen Richtungs-

körpers ausgehen. Diese zweite Halbspindel bildet zusammen mit der ersten eine ganze Spindel, in deren Äquator die Chromosomen-Doppelkugeln sich einordnen (Fig. 45, 76); in Polansichten derartiger Stadien (Fig. 77) überzeugt man sich leicht, dass die Anzahl der Doppelkugeln wieder 16 beträgt.

Trotzdem die Chromosomen demnach bei beiden Teilungen völlig gleich sind und auch die Zellgrösse nicht merkbar verschieden ist, lässt sich dennoch das Muttersternstadium der zweiten Reifungsteilung von demjenigen der ersten bei einiger Übung leicht unterscheiden. Auf dem Muttersternstadium der ersten Teilung wird die achromatische Spindel von der erhaltenen Kernmembran umschlossen; die erste Knospe ist erst in Bildung begriffen. Auf demjenigen der zweiten Teilung dagegen liegt die Spindel frei in der Zellsubstanz; sie reicht durch die ganze Zelle hindurch; an ihrem einen Pol liegt ein Centriol, während der andere von dem ausgestossenen ersten Richtungskörper gebildet wird.

Fig. 46—51, 78, 79.

Auf einem weiteren Stadium (Fig. 46, 47) rücken die Tochterchromosomen gegen die Spindelpole zu auseinander, wobei sich zwischen ihnen „Verbindungsfasern“ ausspannen. Die achromatische Figur besteht demnach jetzt aus drei Teilen: aus zwei Faserkegeln, welche die Chromosomen als Basis, das Centriol bezw. die Basis des abgetrennten Richtungskörpers als Spitze haben, und einer zentralen zylindrischen Partie, welche von den Verbindungsfasern gebildet wird. Die Verbindungsfasern sind dünner als die Fasern der polaren Kegel. In demselben Maß, wie die beiden Chromosomengruppen auseinanderrücken, werden die Verbindungsfasern länger, während die polaren Kegel kürzer werden. Wenn die Tochterchromosomen sich so weit von einander entfernt haben, wie die Spindel auf dem Stadium der Äquatorialplatte lang war, sind die polaren Kegel vollständig geschwunden (Fig. 48); es sind nur noch die Verbindungsfasern zwischen den Chromosomen übrig geblieben.

Nunmehr (Fig. 49) beginnt diejenige Stelle der Zelloberfläche, welcher der abgeschnürte Richtungskörper anliegt, sich in Form eines Kegels vorzuwölben. Dieser Kegel nimmt die eine Gruppe der Tochterchromosomen auf. Auf der Spitze des Kegels sitzt der ausgestossene Richtungskörper.

Auf einem folgenden Stadium (Fig. 50a, 51) haben sich die Tochterkerne rekonstruiert. Der in die sich bildende zweite Knospe hineingelangte Tochterkern nimmt stets die Spitze derselben ein. Die Verbindungsfasern sind geschwunden. Die Chondromiten, welche bisher neben der Spindel lagen, haben sich zwischen die beiden Tochterkerne eingeschoben. Ferner hat das Centriol seine Lage an der Zellperipherie aufgegeben und ist mehr ins Zellinnere hineingerückt; es ist nach wie vor im Mittelpunkt einer mantelförmig angeordneten Strahlung gelegen.

Fig. 52—58, 80.

In der Folge schnürt sich die Knospe an der Basis ein und nimmt eine cylindrische Form an (Fig. 52). Weiter wird sie in derselben oder in ähnlicher Weise, wie die Knospe der ersten Teilung, gegen die Mutterzelle abgegrenzt: Von dem Centriol aus laufen Cytoplasmafasern parallel der Spindelachse an der Peripherie des Chondromitenbündels, welches sich zwischen die beiden Tochterkerne eingeschoben hat, entlang und ein Stück weit in die Knospe hinein. An diesen Fasern treten in der Höhe der Knospenbasis Verdickungen auf, welche Knotenform annehmen (Fig. 52, 53). Später verlieren die Fasern ihren Zusammenhang mit dem Centriol (Fig. 54—56) und schwinden schliesslich ganz. Die Knötchen verschmelzen zu einem ringförmigen Zwischenkörperchen (Fig. 57, 58).

Das Centriol, welches nach dem Stadium der Fig. 49 ins Zellinnere vorgerückt war, nimmt seine Lage wieder an der Zellperipherie, aber an einem Platz, welcher nicht mehr (wie in Fig. 44—49) der Knospenbasis direkt gegenüberliegt; weiter scheint es sich, wie in den Telophasen der ersten Teilung, unter der Zelloberfläche entlang zu verschieben, und zwar meistens[1]) in der Richtung auf die Knospenbasis zu (Fig. 54, 56—58). Die Strahlung, welche von ihm ausgeht, erfährt eine Rückbildung.

Die rekonstruierten Tochterkerne nehmen stark an Grösse zu, und zwar merkwürdigerweise der Kern, welcher in die Knospe hineingelangt ist, in stärkerem Mass als derjenige der Mutterzelle, sodass er bald deutlich grösser ist als dieser. Die abgetrennte

[1]) In Fig. 55 hat es sich dagegen anscheinend von der Knospenbasis wegbewegt.

Knospe besass zunächst einen relativ kleinen Kern und reichliches Cytoplasma; später ist der Kern relativ gross und das Cytoplasma spärlich.

Der ausgestossene erste Richtungskörper, welcher anfangs auf der Spitze des zweiten sass, gleitet schliesslich mit seiner Basis an diesem seitlich herunter, bis an die Mutterzelle heran. Auf dem Stadium der Fig. 57 ist von dem an der Zelloberfläche gelegenen Centriol ein feines Fädchen ausgewachsen, welches die erste Anlage des Achsenfadens der sich entwickelnden Spermie darstellt. Damit hat bereits die eigentliche Spermiogenese ihren Anfang genommen.

Verhalten der Chondromiten bei der zweiten Reifungsteilung.

(Fig. 99—112, 124—139.)

Das Verhalten der Chondromiten bei der zweiten Teilung stimmt in vielen Beziehungen mit demjenigen bei der ersten überein.

Auf dem oben (S. 428—429) skizzierten Ausgangsstadium liegen die Chondromiten an der Peripherie des Kerns, so, dass ihre Richtung der Verbindungslinie von Centriol und Knospenbasis, d. i. also der neuen Teilungsachse, annähernd parallel ist. Sie umgeben den Kern mantelförmig oder sind mehr an einer Seite desselben angehäuft. Mit dem einen Ende stossen sie an die Knospenbasis an, während sie mit dem anderen entfernt von dem Centriol aufhören.

In der Folge werden sie peripheriewärts verlagert, vielfach so stark, dass sie unmittelbar unter der Zelloberfläche zu liegen kommen. Gleichzeitig verlängern sie sich, sodass sie mit ihrem einen (in den Figuren unteren) Ende bis ans Centriol heranreichen (Fig. 101).

Auf einem weiteren Stadium (Fig. 102) nähern sie sich wieder der Teilungsachse, wobei sie sich offenbar verkürzen. Auf dem Stadium des Muttersterns (Fig. 103, 126) erstrecken sich ihre dem Centriol zugekehrten Enden nicht mehr bis an dieses heran. Die Anordnung, welche sie auf diesem Stadium haben, behalten sie bei (Fig. 127, 128), bis die Chromosomen auseinandergerückt sind. Dann vereinigen sie sich zu einem Bündel, welches sich an Stelle der untergehenden Verbindungsfasern

zwischen die beiden Gruppen der Tochterchromosomen, bezw. zwischen die rekonstruierten Tochterkerne, einschiebt (Fig. 104, 129).

Wieder wie bei der ersten Reifungsteilung sendet ein Teil der Fäden (4—6) verdünnte Fortsetzungen in die Knospe hinein, während die anderen an der Knospenbasis endigen.

Nachdem die Knospe sich gebildet hat, lockert sich das Bündel der Chondromiten auf (Fig. 106, 131).

Wenn das Centriol, nachdem es ins Zellinnere hineingerückt ist, sich später wieder an die Zelloberfläche begiebt, um sich unter ihr gegen die Knospenbasis zu zu bewegen, werden die Chondromiten, welche an der Knospenbasis endigen, so verlagert, dass ihre Richtung der Verbindungslinie zwischen Centriol und Knospenbasis ungefähr parallel bleibt. Bei starker Annäherung des Centriols an die Knospenbasis schieben sich die der Knospenbasis zugekehrten Enden der Chondromiten unter dieser hinweg. Diejenigen Chondromiten dagegen, welche sich in die Knospe fortsetzen, behalten zunächst noch die ursprüngliche Lage bei (Fig. 107, 108, 132, 133). Später aber biegen auch sie sich in die Richtung der schon verlagerten um (Fig. 109, 112, 134, 136).

Wenn dagegen das Centriol bei seiner telokinetischen Bewegung in der Nähe seines alten Platzes, gegenüber der Knospenbasis, zu liegen kommt, ist auch der Verlauf der Chondromiten ein anderer, nämlich der in Fig. 135 wiedergegebene.

Häufig sieht man einzelne Fäden, welche von den übrigen abgesprengt sind (Fig. 106, 109, 110[1]), 112, 133, 135); eine sehr unregelmässige Anordnung zeigen sie in Fig. 111.

Weiterhin verschmelzen die Fäden zu einem einzigen Körper, dem „Mitochondrienkörper", welcher an Präparaten mit gelungener Mitochondrienfärbung ein homogenes Aussehen zeigt (Fig. 137 — 139[2]): anfangs verschieden gestaltet, rundet er sich schliesslich mehr und mehr ab, unter Einziehung seiner Ausläufer, von denen einer sich in die zweite Knospe hineinerstreckt.

Das Verhalten der Chondromiten bei der zweiten Reifungsteilung lässt sich in seinen Hauptzügen übrigens auch an Präpa-

[1]) Fig. 110 ist ein gleiches Stadium wie dasjenige der Fig. 109; jedoch sind die Chondromiten, welche man in Fig. 109 in der Längsansicht vor sich hat in Fig. 110 grösstenteils der Quere nach getroffen.

[2]) Die durch Eisenhämatoxylin schwarz gefärbten Gebilde, welche in den Fig. 137—139 neben dem Mitochondrienkörper und seinen Ausläufern vorhanden sind, halte ich für Residuen der Kernmembran.

raten aus Hermannschem Gemisch feststellen; an diesen sind die Chondromiten durch schwach gelbliche Färbung kenntlich (Taf. XXIII). Querschnittsbilder der Chondromiten zeigen auch an derartigen Präparaten deutlich, dass es sich um Röhren handelt; man vergleiche Fig. 50b, welche einen Querschnitt senkrecht zur Teilungsachse durch ein Stadium wie dasjenige der Fig. 50a in Höhe von n—n darstellt.

V. Die ferneren Schicksale der Teilungsprodukte.

Über die ferneren Schicksale der Produkte der beiden eben beschriebenen Reifungsteilungen habe ich seit dem Erscheinen meiner vorläufigen Mitteilung weitere Untersuchungen nicht angestellt. Damals habe ich mit Bezug auf diesen Punkt folgendes ermitteln können:

„Nach Ausstossung des zweiten Richtungskörpers wandeln die zurückbleibenden grossen Zellen sich in Spermien um. Die ersten Richtungskörper gehen nach einiger Zeit zu Grunde. Die zweiten Richtungskörper dagegen beginnen ebenfalls sich zu Spermien zu entwickeln, wobei ihre Kerne dieselben Veränderungen wie die Kerne der grossen Zellen und zeitlich parallel mit ihnen durchmachen. Jedoch scheint dieser Entwicklungsprozess schliesslich, wenn auch erst sehr spät, zum Stillstand zu kommen und in Degeneration überzugehen. Jedenfalls habe ich in Ausstrichpräparaten, die ich von dem Hodeninhalt geschlechtsreifer Drohnen angefertigt habe, bisher nur eine Art von Spermien, die aus den grossen Zellen hervorgegangen sind, auffinden können.“

Eine ausführliche Darstellung dieser Vorgänge muss einer späteren Abhandlung überlassen bleiben.

B. Allgemeiner Teil.

I. Bedeutung der Richtungskörperbildung im Bienenhoden.

Mit Bezug auf die Richtungskörper, welche bei der Eireifung ausgestossen werden, hat zuerst Mark (81, S. 556) die Meinung ausgesprochen, dass sie den Wert von abortiven Eiern haben. Näher begründet wurde diese Auffassung von Boveri (87, S. 103) in folgender Weise:

„Da die Bildung eines jeden Richtungskörpers eine Zellteilung ist, so müssen in dem Entwicklungsgang, den man als

Eireifung bezeichnet, drei Generationen unterschieden werden nach folgendem Stammbaum:

Grossmutterzelle des Eies (sog. unreifes Ei)

- Mutterzelle des Eies
  - Ei
  - II. Richtungskörper
- I. Richtungskörper
  - Tochterzelle d. I. R.-K.
  - Tochterzelle d. I. R.-K.
  - (the two Tochterzellen together:) Kann auch fehlen.“

„Der aufgestellte Stammbaum zeigt, wenigstens bei manchen Tieren, in der letzten Generation vier Zellen, von denen *eine* zur Entwicklung bestimmt ist, während die drei anderen zu Grunde gehen. Der Prozess der Richtungskörperbildung trägt in jeder Hinsicht so sehr den Charakter des Rudimentären, dass man zu der Annahme gezwungen ist, diese drei Zellen hätten dereinst *an sich* eine Bedeutung besessen; und will man nun eine Hypothese aufstellen, worin dieselbe bestanden habe, so ist die wahrscheinlichste, ja wohl die einzig mögliche die, dass diese drei dem Untergang bestimmten Zellen ursprünglich die gleiche Funktion hatten, wie die der nämlichen Generation angehörige entwicklungsfähige Zelle, dass sie also, wie diese, *Eier* waren. Das I. Richtungskörperchen ist demnach eine rudimentäre Eimutterzelle, das zweite und die Tochterzellen des ersten sind abortive Eier.“

Endgültig wurde die Einatur der Richtungskörperchen durch die Arbeit O. *Hertwigs* aus dem Jahre 1890 festgestellt, welche den schon von *Platner* (89) hervorgehobenen Parallelismus zwischen Ei- und Samenbildung über jeden Zweifel hinaus klarlegte.

Was nun die Richtungskörperbildung im Bienenhoden anlangt, so ergibt ein Vergleich mit der regulären Spermatogenese ohne weiteres, dass die Zelle, welche in die erste Knospung eintritt, als Spermatocyte erster Ordnung aufzufassen ist; die beiden ungleich grossen Tochterzellen der ersten Knospung sind demnach Spermatocyten zweiter Ordnung, die ungleich grossen Tochterzellen der zweiten Knospung sind Spermatiden.

Der rudimentäre Charakter ist bei den Knospen im Bienenhoden noch stärker als bei den Richtungskörperchen der Eier ausgesprochen. Die letzteren sind ausschliesslich ihrer Kleinheit

wegen rudimentär; im übrigen haben sie anscheinend alle Bestandteile einer Zelle. Die erste Knospe im Bienenhoden dagegen besitzt keinen Kern; sie besteht ausschliesslich aus Cytoplasma und einer grossen Anzahl von Centriolen; der zweiten Knospe gehen Centriolen, an denen die erste Knospe so reich ist, vollständig ab.

Warum die Eier rückgebildet wurden, wird von Mark (81, S. 556—557) folgendermassen beantwortet: . . . . . „the renewed proliferation was formerly a means of increasing the number of the reproductive parts, just as in the formation of the spermatozoa the mother cells, after a period of growth, finally break up into a number of individual elements. In the case of the male elements natural selection has operated, through the multiplied chances of their failing of the opportunity to execute their normal functions, for the preservation of the functional integrity of every individual, and even for a great increase in the number of the elements which arise by this last act of proliferation. In the case of the ova different influences have been in operation. The vigor of the elements has here — i. e. as compared with the male elements — been a more important factor in the preservation of the individual and the ultimate success of the race than the multiplication of numbers. The last act of proliferation has therefore never resulted, in this case, in the production of more than a very few individual elements, and these have practically been still further reduced by the suppression of the function of the cells called polar globules, in order to afford the remaining cell (ovum) that increased chance of survival which a better equipment is capable of insuring.“

Auf den gleichen Standpunkt stellt sich Boveri (87, S. 104): „Ein Organismus bringt durch successive Teilung der embryonalen Keimzellen eine gewisse Anzahl von Eiern hervor und stattet jedes derselben mit einer bestimmten Menge von Nährsubstanzen aus. Ist nun ein Bedürfnis nach besser ausgestatteten Eiern vorhanden, so wird es für die Erhaltung der Art von Vorteil sein, wenn die letzten Teilungen, aus denen die Eier hervorgehen, ungleich ausfallen, so dass die Hälfte der Eier oder der vierte Teil (wenn schon die vorletzte Teilung ungleich war) besser ausgerüstet ist und so eine gesicherte Entwicklung garantiert erhält, wenn auch der übrige Teil umso gewisser zu Grunde geht.

Dieser Prozess wird sich dann im Laufe der Phylogenie zu seiner jetzigen Höhe steigern."

Es fragt sich, ob ähnliche Betrachtungen auch mit Bezug auf die Reifungsteilungen im Bienenhoden Gültigkeit haben. Mit Bezug auf die erste Teilung haben sie es meines Erachtens nicht oder jedenfalls nur teilweise; denn diese verläuft in der geschilderten Weise ungleich in erster Linie aus Gründen innerer Notwendigkeit, welche wir später kennen lernen werden. Dagegen sind für die Rückbildung der einen der beiden Spermatiden, welche aus der zweiten Reifungsteilung hervorgehen, wohl ausschliesslich Zweckmässigkeitsgründe massgebend gewesen, von eben der Art, wie sie nach Mark und Boveri zur Entstehung der Eirichtungskörper geführt haben.

Die Menge der Spermien, welche der Bienenkönigin bei der Begattung einverleibt werden, ist von Leuckart auf 25—30 Millionen berechnet worden. „Nimmt man auch nur die Hälfte dieser Menge oder noch weniger, und berücksichtigt dann weiter, dass bei der Befruchtung der einzelnen Eier immer nur einige wenige Fäden (vielleicht selten mehr als 6—8) verbraucht werden, so wird man leicht im Stande sein, zu begreifen, dass der Inhalt der Samentasche unter gewöhnlichen Verhältnissen, wo jährlich vielleicht 150—200 000 Eier abgesetzt werden, für die Dauer eines 3—4jährigen Lebens völlig ausreicht" (Leuckart 58, S. 64, Anm.). Eine doppelt so grosse Anzahl von Spermien, wie sie resultieren würde, wenn die zweite Reifungsteilung bei der Honigbiene ebenso wie bei der Wespe die Entstehung von zwei gleichgrossen Tochterzellen zur Folge hätte, wäre demnach offenbar unnütz; es hat den Zwecken der Art besser entsprochen, weniger Spermien zu bilden und diese besser auszurüsten.

Die Frage, warum die Richtungskörper der Eier nicht vollständig rückgebildet worden sind, wird bekanntlich dahin beantwortet, „dass durch die Teilungen der Ovo- bezw. Spermatocyten eine als Vorbereitungsprozess dienende Chromatinreduktion bewirkt werde."

Im Bienenhoden liegen bezüglich des Chromatins ganz besondere Verhältnisse vor. Zunächst erfolgt im Beginn der ersten Reifungsteilung keine Herabsetzung der Chromosomenzahl. Dann unterbleibt bei der ersten Reifungsteilung die Kernteilung;

die erste Reifungsteilung ist im Bienenhoden tatsächlich auf dem Wege, völlig unterdrückt zu werden.

Bevor wir die Bedeutung dieser das Chromatin betreffenden Vorgänge erörtern, müssen wir zu der viel umstrittenen Frage, wie die Chromatinreduktion bei den übrigen Metazoen vor sich geht, Stellung nehmen.

II. Heutige Anschauungen über Chromatinreduktion.

1. Aus der Geschichte des Reduktionsproblems

Nachdem verschiedene Forscher die Bedeutung der Eirichtungskörperchen darin gesucht hatten, dass durch Ausstossung derselben die Menge des im Ei enthaltenen Chromatins auf die Hälfte herabgesetzt würde, kam bekanntlich Weismann (87) von theoretischen Gesichtspunkten aus zu dem Postulat, dass bei der Bildung der Richtungskörper die Zahl der Chromosomen auf die Hälfte reduziert werden und die zweite Teilung eine „Reduktionsteilung" sein müsse, „d. h. eine Teilung, bei welcher die primären Kernschleifen des Äquators nicht gespalten werden, sondern ungeteilt sich in zwei Gruppen scheiden, von denen jede einen der beiden Tochterkerne bildet."

Eine derartige Teilung wurde nun zwar nicht gefunden, wohl aber beschrieben vom Rath (92, 93) Haecker (92) und Rückert (94) und weiter zahlreiche andere einen Reduktionsmodus, bei welchem die zweite Reifungsteilung durch Querteilung der Chromosomen erfolgen sollte.

Diesen Angaben über das Vorkommen einer Querteilung stehen nun aber zahlreiche andere gegenüber, nach welchen beide Reifungsteilungen mit Längsspaltung einhergehen. Hierzu kommt weiter, dass die Befunde von vom Rath, Haecker und Rückert bei den von ihnen untersuchten Objekten keine Bestätigung gefunden haben. Die Angaben vom Raths (93) über die Spermatogonese von Salamandra sind von mir bereits 1896 widerlegt worden.[1]) Den Resultaten von Haecker und Rückert wurde von Lerat (05) widersprochen, nach welchem auch bei Cyclops beide Reifungsteilungen unter dem Bilde einer Längsspaltung verlaufen. Das gleiche ist ganz neuerdings von A. und K. E. Schreiner (06) für Ophyotrocha behauptet worden,

[1]) Die Gryllotalpaarbeit desselben Autors (92) ist bisher noch nicht nachuntersucht worden.

wo die erste Reifungsteilung nach Korschelt (95) eine Querteilung sein sollte.

Ich selbst habe schon 1902, nachdem ich bei zahlreichen Objekten immer nur eine Längsspaltung gefunden hatte, Zweifel ausgesprochen, ob eine Teilung mit Querteilung der Chromosomen überhaupt existiert und halte diesen Zweifel auch heute noch durchaus aufrecht.

Im Gegensatz zu Weismann vertrat Boveri früher bezüglich der Chromatinreduktion folgende Auffassung, die ich mit Haeckers Worten (99, S. 161—163) wiedergebe. „Boveri nimmt zunächst nur eine individuelle, von Kerngeneration zu Kerngeneration sich erhaltende Selbstständigkeit der Chromosomen, aber keine qualitative Verschiedenheit derselben an (Individualitätshypothese) und es kommt für ihn darauf an, zu sehen, an welcher Stelle der Ovo- und Spermatogenese und auf welche Weise die numerische Reduktion der Chromosomen, wie sie in den tatsächlich beobachteten Zahlenverhältnissen zum Ausdruck gelangt, zu Stande kommt.“ Boveri fand bekanntlich in dem Keimbläschen von Ascaris megalocephala bivalens, welches sich zum Übergang in die erste Richtungsspindel vorbereitet, nicht die der Normalzahl entsprechende Zahl von vier Chromosomen, sondern nur zwei, diese jedoch in Gestalt von Viererbündeln, welche nach ihm durch zweimalige Längsspaltung je eines Chromosoms entstanden sind. Hieraus schloss er, „dass die Reduktion der Chromosomenzahl schon im Keimbläschenstadium in einer nicht weiter erkennbaren Weise, etwa durch Resorption der einen Hälfte der Chromosomen stattgefunden hat.“

O. Hertwig (90) stimmt mit Boveri in Bezug auf die tatsächlichen Befunde überein, differiert jedoch stark von ihm hinsichtlich der Deutung.

Die im Keimbläschen und Samenmutterkerne vorbereitete Menge wirksamer Kernsubstanz ist nach ihm gleich gross wie in jedem anderen Kern vor der Teilung. Eine Reduktion durch Ausstossung oder Rückbildung hat nicht stattgefunden.

„Während der zwei unmittelbar aufeinander folgenden Teilungen findet eine Vermehrung der Kernsubstanz nicht statt, da das bläschenförmige Ruhestadium des Kerns ausfällt, und da die im Keimbläschen und Samenmutterkern vorbereiteten chromatischen Elemente während der zwei Teilprozesse weder an Masse

zunehmen noch sich der Länge nach spalten. Die aus dem zweiten Teilungsakt hervorgehenden Endprodukte enthalten daher in Folge der zweimal eingetretenen Halbierung nur die Hälfte der Kernmasse, welche ein gewöhnlicher Kern nach der einfachen Teilung besitzt."

Die Anzahl der im Keimbläschen und Samenmutterkern vorhandenen chromatichen Elemente ist bei Ascaris doppelt so gross wie sie ein gewöhnlicher Kern in der Vorphase der Teilung zeigt. O. Hertwig betrachtet nämlich jede Vierergruppe von Ascaris nicht als ein einziges, zweimal gespaltenes Chromosom, sondern als vier selbständige Chromosomen. Auf diese Weise kommt er zu dem Resultat, dass durch die zweite der beiden Teilungen, welche sich ohne Ruhezustand folgen, die Anzahl der chromatischen Elemente auf die Hälfte der typischen Zahl herabgesetzt wird.

Die Spermatiden, das Ei und die Richtungskörper haben „Kerne, die nur aus der halben Kernsubstanz und aus der halben Zahl chromatischer Elemente bestehen."

Gegenüber dieser Darstellung hat Boveri (92, S. 461—463) aufrecht erhalten, dass die Einzelstäbchen des Viererbündels bei Ascaris nicht als selbständige Chromosomen anzusehen sind; der Ausfall des Ruhezustandes zwischen den beiden Reifungsteilungen, bemerkt er (92, S. 454), kann zwar die Reduktion der Chromatinmasse, nicht aber die der Chromosomenzahl erklären.

Es ergaben nun aber auch weitere Untersuchungen, zuerst diejenigen von Brauer (92) über die Eibildung von Branchipus, keine Anhaltspunkte für die Annahme Boveris, dass vor der Reifung die Hälfte der Chromosomen, sei es nun durch Atrophie oder durch Ausstossung, zu Grunde geht.

Die Tatsache der Reduktion musste also „eine andere Erklärung ihrer Entstehung erhalten" (Brauer 92, S. 52).

Eine solche wurde zuerst 1892 von Brauer in seiner Branchipus-Arbeit gegeben und bei Untersuchungen über die Spermatogenese von Ascaris (93) bestätigt gefunden. Nach Brauer wird die Zahl der Chromosomen dadurch auf die Hälfte herabgesetzt, dass in den Prophasen der ersten Reifungsteilung der Chromatinfaden durch Querteilung in nur halb soviel Segmente zerlegt wird wie bei der Mitose einer Somazelle. Durch den Ausfall des Ruhestadiums zwischen den beiden Teilungen wird

eine Halbierung der Masse erzielt. Eine Reduktionsteilung im Sinne Weismanns findet nicht statt.

Diesem Standtpunkt Brauers habe ich mich (96) ohne Vorbehalt angeschlossen.

Besonders neuerdings glauben nun zahlreiche Autoren, „in das Wesen der Chromatinreduktion tiefer eingedrungen“ zu sein; sie wollen durch direkte Beobachtung festgestellt haben, dass die Zahlenreduktion durch Kopulation oder Konjugation zweier somatischer Chromosomen zu Stande kommt. Ich habe es mir zur Aufgabe gestellt, im folgenden zu untersuchen, wie weit diese, eine „Chromosomenkopulation“ betreffenden Angaben als fundiert anzusehen sind.

2. Die Kopulation der Chromosomen.

a) Ältere Angaben.

Der Gedanke einer Chromosomenkopulation taucht meines Wissens zum ersten Mal bei Henking (91) auf. Henking beobachtete im Kern der Spermatocyten von Pyrrhocoris in den Vorstadien der ersten Reifungsteilung zwölf sehr verschieden grosse Ringe. Diese wandeln sich später zu zwei Doppelkugeln um Jede der Doppelkugeln kann sich gelegentlich noch wieder einschnüren, sodass aus einem Ring eine Gruppe von vier Kügelchen entsteht. Neben diesen „normalen“ Elementen findet Henking vielfach einfach kugelige, deren Grösse „derjenigen eines aus einem normalen Halbringe hervorgehenden Elementes“ entspricht. Henking vermutet daher, „dass sie eben auch nur der Hälfte eines Ringes gleichwertig zu erachten seien“. Demnach muss in diesen Fällen eine grössere Zahl von Elementen als zwölf vorhanden sein; wovon man sich nach Henking in der Tat überzeugen kann.

In der Äquatorialplatte der ersten Spermatocytenteilung kommen nun aber stets zwölf Doppelkugeln zur Beobachtung. Henking schliesst daraus, dass die isolierten Kugeln der vorhergehenden Stadien sich mit je einer anderen Kugel zu einem Doppelelement verbunden haben.

Boveri (92, S. 465) hält diese Befunde Henkings für geeignet, die Reduktion der Chromosomenzahl zu erklären.

Er bemerkt dazu folgendes: „Betrachtet man von den Abbildungen der zur Teilung sich vorbereitenden Kerne nur Fig. 23a und 25, so scheinen diese in der Tat Henkings Auffassung unzweideutig zu beweisen. Denn

in diesen Figuren beträgt die Zahl der deutlich voneinander isolierten Chromatinkörper ohne Zweifel mehr als zwölf. Die Annahme, dass die zwölf Doppelchromosomen, welche bei der Teilung der Spermatocyten I. Ordnung vorliegen, in der typischen Weise aus zwölf einfachen durch Spaltung hervorgegangen seien, ist danach hinfällig. Sie können nur durch paarweise Verschmelzung von ursprünglich 24 Elementen entstanden sein. — Vergleicht man jedoch mit den erwähnten Figuren einige andere, die gleichfalls als Vorbereitungstadien für die Teilung der Spermatocyten I. Ordnung, und zwar nach Henking selbst als besonders frühe anzusehen sind (Fig. 18 und 19), so versteht man nicht, wie die einen aus den anderen hervorgehen sollen. Denn in Fig. 19 sind zwölf Chromatinringe zu sehen, ganz entsprechend den Ringen, die vom Rath bei Gryllotalpa und schon vor längerer Zeit Flemming in den Spermatocyten von Salamandra nachgewiesen hat. Ich selbst konnte solche Ringe bei der Spermatogenese des Flusskrebses beobachten und kam hier zu dem gleichen Resultat, wie Flemming bei Salamandra, dass nämlich jeder Ring auf Längsspaltung eines fadenförmigen Chromosoma zurückzuführen ist, in der Weise, dass die Enden der Schwesterfäden in Zusammenhang bleiben, während die mittleren Abschnitte auseinanderweichen. Nimmt nun Henking im Gegensatz hierzu an, dass bei der Feuerwanze die zwölf Ringe durch die von ihm beschriebene paarweise Vereinigung von 24 Chromosomen entstehen? Oder sollen umgekehrt die zwölf Ringe, deren Entstehung dann unaufgeklärt bliebe, in je zwei Stücke zerfallen, worauf die so gebildeten 24 Stücke erst wieder paarweise zusammenträten? Ich vermag aus Henkings Darstellung nicht zu ersehen, wie er sich den Verlauf vorstellt; weder die eine noch die andere Möglichkeit ist aus der Serie der von ihm gegebenen Bilder mit Sicherheit abzuleiten. Sollte die letztere verwirklicht sein, so bliebe der Reduktionsprozess unaufgeklärt, da ja schon die zwölf Ringe die reduzierte Zahl repräsentieren; es käme nur noch ein weiterer rätselhafter Prozess hinzu. Nimmt man aber an, dass aus dem ruhenden Kern direkt 24 Chromosomen hervorgehen, die sich dann paarweise verbinden und Ringe liefern, und dass sich diese Ringe dann in die Doppelchromosomen der karyokinetischen Figur umwandeln, so bleibt es doch immer noch zweifelhaft, ob wir die Reduktion als durch die folgende Teilung bewirkt ansehen dürfen, ob wir von einer Reduktions*teilung* sprechen können. Denn die Ringe sehen so einheitlich aus, dass es fast näher liegt, anzunehmen, die beiden Chromatinstücke, aus denen sich der Ring konstituiert, träten in innigere Beziehung zueinander und formierten eine *Einheit*, die sich erst sekundär wieder in zwei Hälften für die zu bildenden Tochterzellen spalte. Dann käme die Reduktion nicht durch Teilung, d. h. durch einfache Verteilung der 24 Chromosomen zu je zwölf und zwölf auf die beiden Tochterzellen, zu Stande, sondern durch einen Vorgang, den man als Kopulation oder Konjugation bezeichnen könnte: durch paarweise Verschmelzung je zweier Chromosomen zu einem einzigen.

Endlich halte ich es nicht für vollkommen ausgeschlossen, dass gerade diejenigen Bilder Henkings, auf welche er die paarweise Vereinigung der Chromosomen gründet, Abnormitäten vorstellen könnten, welche vielleicht

mit einem von ihm beschriebenen abnormen Fall (Fig. 30a) in Zusammenhang zu bringen wären."

Ich vermag mich meinerseits der Annahme von Henking und Boveri, dass bei Pyrrhocoris ein „Zusammentritt differenter Elemente" stattfindet, nicht anzuschliessen. Die Tatsache, dass in den Figuren 23a und 25 von Henking die Anzahl der deutlich isolierten Chromatinkörper mehr als 12 beträgt, halte ich durchaus nicht für beweisend.

Henking zählt in seiner Fig. 23a, welche ich in nebenstehender Textfigur a reproduziert habe, 1, 2, 3 als „normale" Elemente, d. h. als Doppelkugeln, die aus einem Ring hervorgegangen sind. Die vier Kugeln, welche zwischen 1 und 7 gelegen sind, betrachtet er hingegen anscheinend als zwei Elemente; sie könnten aber ebensogut wie 1, 2, 3 einem einzigen Element entsprechen, dessen Doppelkugeln sich noch einmal durchgeschnürt haben. Andererseits rechnet er 8, 9, 10 als je eine Kugel, gibt aber selbst zu, dass eine Nötigung nicht vorliegt; sie könnten bei der ausserordentlichen Verschiedenheit in der Chromosomengrösse (man vergleiche die Fig. 19 von Henking) ebensogut zweiwertig sein. Ferner scheint es mir nicht auszuschliessen, dass bei den anscheinend ganz isoliert liegenden „einfach kugeligen Elementen" Henkings zwei in Deckung über einander befindliche vorliegen. Endlich möchte ich glauben, dass der Zusammenhang zwischen den zwei bezw. vier Chromatinkugeln, welche aus einem Ring hervorgehen, sich vorübergehend lockern kann, ohne dass es zu einer Trennung kommt. So ist z. B. 10 möglicherweise nicht zweiwertig, wie Henking vermutet, sondern nur einwertig; es könnte mit den rechts davon gelegenen Doppelkugeln zu einem Element zusammengehören. Das gleiche könnte noch öfter der Fall sein.

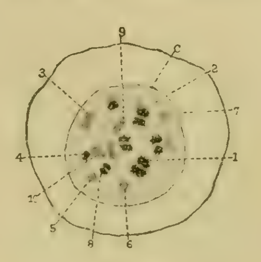


Fig. a.
Spermatocyte I. Ordnung von Pyrrhocoris, im Beginn der Teilung.
Nach Henking.

Es ergibt sich also, dass in der Fig. 23a Henkings hinsichtlich der Wertung und Zusammengehörigkeit der einzelnen Chromatinkörper eine hochgradige Unsicherheit besteht. Dasselbe gilt von anderen Figuren Henkings. Von einer Beweiskraft seiner Befunde kann daher keine Rede sein. —

Ähnlich wie Henking in den Spermatocyten von Pyrrhocoris hat Rückert (92, S. 157) im Keimbläschen von Selachiern „vereinzelte ungepaarte Chromosomen“ aufgefunden, „die, wie man annehmen muss, ihre Schwesterfäden verloren haben, und die oft in weiter Entfernung von einander liegen“. Wenn diese sich später wieder zu je zweien vereinigen, so ist nach Rückert „die Möglichkeit einer völligen Neugruppierung zwischen ihnen gegeben.“

Fick (93, S. 594) zog die Entstehung der Chromosomenpaare im Axolotlei durch „unvollständige Vereinigung von zwei verschiedenen solchen zu einem neuen Chromosomenindividuum“ zwecks Herbeiführung der Zahlenreduktion in Erwägung, fand aber selbst diese Hypothese „an sich unwahrscheinlich.“

Auch Born (94, datiert 93, S. 56) vermutete in seiner Arbeit über das Ovarialei von Triton taeniatus, dass „die Verdoppelung und Paarung der Chromosomen nicht durch Längsspaltung herbeigeführt wird, sondern dadurch, dass der Chromatinfaden sich (der Quere nach) in die doppelte Zahl von Stücken zerlegt und diese sich dann zu zweien umeinander winden“, vermochte jedoch ebenfalls keine tatsächlichen Beobachtungen zur Stütze dieser Annahme beizubringen.

b) Die Synapsis.

Die Autoren, welche neuerdings eine Chromosomenkopulation annehmen, lassen sie grösstenteils auf einem Stadium vor sich gehen, welches sie nach Moore (95) als Synapsis bezeichnen.

Moore (95, S. 285) hat beschrieben, dass der Übergang aus der Wachstums- in die Reifungsperiode sich bei den Zellen des Selachierhodens durch wachsende Feinheit des Kerngerüstes markiert. Nach einer Weile wird dann das Balkenwerk wieder gröber und dicker. Gleichzeitig entfaltet es eine besondere Tendenz sich zu kontrahieren. Dabei lässt es einen grossen hellen Raum zurück, durch welchen zahlreiche Lininfäden quer hindurch ziehen. Moore sagt (S. 285): „The contraction is not so marked when the cells have been preserved with osmic acid, nor on the outside of sections which have been preserved with Flemmings fluid, where the osmium has acted directly upon the cells. I have, however, seen it in elements of Torpedo which were simply immersed in dilute glycerine; and whether it exists in nature or

not, the cells display at this period, and at no other, a remarkable tendency to have their chromatin contracted, in consequence of some internal change which renders these nuclear figures diagnostic of the particular period in question. Similar figures have been obtained at corresponding periods in the spermatogenesis of Amphibia, Mammals, Nematodes, and various Arthropods, and I do not think it probable that the contraction in many of these cases has anything to do with the reagents used.“

Das Chromatin ordnet sich weiter zu einem groben, unter der Kernperipherie gelegenen Netzwerk an, dessen Balken eine polare Orientierung zeigen. Damit beginnt nach Moore die erste Reifungsteilung. Aus dem Netzwerk gehen lange parallele Schlingen hervor, welche Längsspaltung zeigen und sich in (zwölf) Ringchromosomen umwandeln.

„There are thus, after the rest of transformation, only half as many chromosomes, i. e. separate chromatic masses, as there were before, and the halving of their number, being brought about while the nuclei are still at rest, is to that extent comparable to what is now known to go forward during the maturation of the reproductive elements of plants. I therefore propose the term Synaptic phase to denote the period at which this most important change appears in the morphological character of reproductive cells“ (S. 287).

Nach dieser Darstellung sind demnach für die Synapsis zwei Vorgänge, die Zusammenballung des Chromatins und die Halbierung der Chromosomenzahl, charakteristisch.

Was nun zunächst die Zusammenballung anbetrifft, so bin ich durchaus der Meinung, dass sie einzig und allein durch die Wirkung der angewandten Reagentien hervorgebracht wird. An Amphibienhoden, die mit Flemmingschem oder Hermannschem Gemisch gut fixiert sind, ist sie nur im Hodeninnern wahrzunehmen, fehlt dagegen vollständig an der Peripherie, wo die Osmiumsäure gewirkt hat. Hier erfüllt das Chromatingerüst die ganze Kernhöhle gleichmässig, ohne an einer Stelle stärker verdichtet zu sein. Jedoch muss die Tendenz des Chromatingerüstes, zu einer bestimmten Periode sich zusammenzuziehen, zugegeben werden; denn auf Stadien, die vor oder hinter ihr liegen, findet man auch im Innern der Schnitte an gut fixierten Präparaten keine Schrumpfung.

Ferner möchte ich gegen die Annahme Moores Einspruch erheben, dass die „Synaptic phase“ ein Ruhestadium darstellt; es handelt sich vielmehr um ein Anfangsstadium der ersten Reifungsteilung (erstes Stadium des feinen Knäuels); wie auch daraus hervorgeht, dass die Centrotheca bereits zerfallen ist (vergl. hierzu S. 38 meiner Salamandraarbeit 1896).

Schliesslich halte ich es für durchaus unbewiesen, dass die Halbierung der Chromosomenzahl in der Synapsis erfolgt; zu diesem Zeitpunkt vermag man meistens (auch im Selachierhoden) überhaupt noch nicht zu konstatieren, dass getrennte Segmente vorhanden sind.

Es bleibt also zur Kennzeichnung des in Rede stehenden Stadiums nur übrig, dass es sich um ein initiales Stadium der ersten Reifungsteilung handelt, welches durch seine Tendenz zur Schrumpfung ausgezeichnet ist. Dieser Umstand allein rechtfertigt es aber meines Erachtens nicht, einen besonderen Namen dafür einzuführen.

Dass das Chromatin bei einigen Tieren auf dem Übergang von der Wachstums- in die Reifungsperiode an einer Stelle des Kerninnern eine Zusammendrängung zeigen kann, welche nicht artifizieller Natur ist, soll dabei durchaus nicht bestritten werden. Duesberg und ich werden demnächst beschreiben, dass es in den jungen Spermatocyten der Wespe in der Umgebung des Nucleolus angehäuft ist. Hier liegt wohl sicher kein Kunstprodukt vor. Aber diese Bilder sind von denjenigen der Synapsis von Moore total verschieden und weit davon entfernt, ein konstantes Stadium der ersten Reifungsteilung bei allen Tieren zu sein.

Da ich den eben dargelegten Standpunkt seit 1896 einnehme, habe ich es in meiner Salamandraarbeit (96), welche kurz nach der Mooreschen Abhandlung, aber mit Berücksichtigung dieser, veröffentlicht wurde, mit voller Absicht unterlassen, überhaupt von „Synapsis“ zu sprechen.[1] Ebenso habe ich in

[1]) Immerhin muss ich zugeben, dass die Tatsache, dass im Beginn der ersten Reifungsteilung Schrumpfungen ausserordentlich leicht auftreten, Erwähnung verdient hätte. — Offenbar auf die von mir 1896 gegebene Darstellung hin haben bereits einige Autoren (z. B. Schoenfeld, 01, S. 50) die Meinung ausgesprochen, dass eine „Synapsis“ im Salamanderhoden überhaupt nicht existiert. Das ist nach dem oben Gesagten durchaus richtig. Nur muss bemerkt werden, dass man auch bei Salamandra an weniger gut fixierten Präparaten Zusammenballungen beobachten kann, die mit den meisten, die

meinen Arbeiten aus den Jahren 1900 und 1902, welche die Spermatogenese eines Schmetterlings (Pygaera) und einer Schnecke (Paludina) behandeln, die Synapsis mit Stillschweigen übergangen. Wenn ein Autor Zusammenballungen im Beginn der Reifungsperiode beschrieben hat, so ist dies für mich meistens ein Hinweis gewesen, dass er entweder keine tadellos fixierten Präparate vor sich gehabt hat oder sich wenigstens bei der Untersuchung nicht auf diejenigen, mehr peripheren Teile seiner Schnitte beschränkt hat, wo er vielleicht gute Fixierungen der betreffenden Stadien hätte finden können.

Die Kritik in Worten, die ich 1896 und später zu geben unterlassen hatte, ist inzwischen grösstenteils von anderer Seite nachgeholt worden.

Mc Clung kam 1900 bei seinen Studien über Insektenspermatogenese zu dem Resultat, dass die Zusammenziehung in der Synapsis ein Kunstprodukt darstellt. Er sagt (00, S. 91): „Doubtless Moore and Haecker are correct in their belief that the nucleus is in a peculiar condition at the time when the contraction phenomenon occurs, but that the chromatin exists in the living cell in the form of a concentrated mass, I very much doubt. My study upon insekt spermatocytes leads me to this belief, for the following reasons: In properly treated material no synapsis occurs. When observed, its artificial character is evident because the mass of chromatin is always to be found in the region of the nucleus opposite to the point at which the fixing or dehydrating fluids had free entrance. Thus, in a freely exposed follicle, the chromatin masses always lie toward the central axis of the follicle".[1])

---

von anderen Tieren abgebildet sind, durchaus konkurrieren können. — Eine Zelle des Salamanderhodens auf dem in Rede stehenden Stadium, allerdings ohne Schrumpfung des Kerns, habe ich 1896 in Fig. 44 wiederzugeben versucht. Jedoch ist dss Bild kein besonders typisches, weil die Chromatinfäden in der Zeichnung etwas dick geraten sind und ihre polare Anordnung in der den Centriolen benachbarten Kernhälfte nicht klar hervortritt; ausserdem ist von der bei Salamandra allerdings auch nur sehr schwer erkennbaren Längsspaltung der Chromatinfäden nichts wahrzunehmen.

[1]) Wenn Montgomery (01, S. 197) demgegenüber geltend macht, dass „exactly the same appearances are to be found after the action of most diverse fixatives", so ist dieser Umstand natürlich nicht geeignet, irgend etwas zu beweisen.

Janssens (01, S. 67—68) konstatiert an Tritonhoden, die mit Flemmingschem und besonders mit Hermannschem Gemisch fixiert sind: „que plus on s'approche des bords de la préparation, moins la masse nucléaire est séparée de la membrane du noyau. En même temps, la structure interne du noyau devient d'autant plus évidente que la membrane est en contact plus intime avec son contenu. Il paraît donc évident qu'on doit s'adresser à ces cellules qui sont bien conservées à ce point de vue pour chercher la clef des phénomènes qui s'y passent. Il paraît aussi démontré par cette observation, qu'au moins pour les urodèles, on ne peut pas admettre que la rétraction et le refoulement du contenu du noyau soit un phénomène naturel. Nous croyons d'autre part qu'à ce stade les noyaux sont très sensibles aux réactifs et que ce phénomène de rétraction qui se produit jusqu'à un certain point dans tout noyau dont la fixation n'est pas parfaite, se produit ici beaucoup plus facilement".

In einer weiteren Abhandlung (05, S. 383) vermeidet es Janssens (wie ich selbst in allen meinen bisherigen Arbeiten) die Bezeichnung Synapsis zu gebrauchen, wobei er auf seine früheren (eben zitierten) Äusserungen hinweist.

A. und K. E. Schreiner sagen noch 1905, S. 252—253: „Überall, wo in den letzten Jahren die Entwickelung der Geschlechtszellen einer genauen Untersuchung unterworfen wurde, ist es auch gelungen ein Synapsisstadium oder ein synapsisähnliches Stadium aufzufinden. Es liegt nach dem allgemeinen Vorkommen desselben nahe, ihm eine wichtige physiologische Rolle während der Entwicklung der Geschlechtszellen beizumessen." Dieselben Autoren schreiben aber noch nicht ein Jahr später (06, S. 37): „In unseren Arbeiten über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine haben wir für den ganzen Vorgang der Konjugation, der durch eine polare Anordnung des Chromatins characterisiert wird, den Namen Synapsis benutzt. Je mehr wir uns aber mit der Frage nach der Chromatinreifung beschäftigt haben, um so mehr haben wir die Auffassung gewonnen, dass die Anwendung dieses Namens bei Objekten, wo die Reifungserscheinungen so klar wie bei Myxine hervortreten, überflüssig ist und leicht zu Missverständnissen Anlass geben kann; denn in seiner ursprünglichen Bedeutung (Moore), die später von vielen Verfassern, besonders auf dem botanischen Gebiete, aufgenommen

worden ist, bezeichnet wohl Synapsis ein so starkes Zusammenballen des Chromatins, dass man eigentlich nicht sehen kann, was mit ihm vor sich geht, und sich hierüber mit Vermutungen begnügen muss. Eine Synapsis in diesem Sinne kommt aber bei Myxine wie bei Spinax nur an weniger gut gelungenen Präparaten vor; an guten Osmiumpräparaten zeigt sich die ganze Chromatinmasse aus feinen, dicht neben einander verlaufenden Fäden aufgebaut.“ —

Durch die Erkenntnis, dass es sich bei der vielen Autoren so merkwürdig erscheinenden Zusammenballung um ein Kunstprodukt handelt, verliert die Synapsis viel von dem ihr anhaftenden Geheimnisvollen. Die Möglichkeit, dass auf diesem Stadium eine „Kopulation“ von Chromosomen stattfindet, bleibt jedoch bestehen.

Im folgenden gehe ich die hauptsächlichsten Schilderungen von Chromosomenkopulation allerdings unter Beschränkung auf die zoologische Literatur, der Reihe nach durch; ein Eingehen auf die botanischen Arbeiten würde zu weit führen; jedoch sind auch diese, soweit sie mir bekannt geworden sind (Allen, Berghs, Grégoire, Miyake, Overton, Rosenberg, Strasburger) in das Literaturverzeichnis aufgenommen.

Bezüglich der Art und Weise, wie die Kopulation der Chromosomen erfolgen soll, werden zwei verschiedene Auffassungen vertreten. Nach der einen sollen je zwei somatische Chromosomen mit ihren Enden verkleben, nach der zweiten sollen sie sich der Länge nach aneinanderlegen. Ich werde zunächst die sog. endweise, sodann die parallele Kopulation der Chromosomen besprechen.

c. Endweise Kopulation der Chromosomen.

Nach Montgomery (00, S. 291 ff.) sind die Chromosomen der Spermatogonien bei Peripatus mehr oder weniger gekrümmte Stäbe. Auf dem Dyasterstadium kann man an ihnen ein zentrales (gegen den Pol gerichtetes) und ein distales Ende unterscheiden. Zu einem späteren Zeitpunkt der Anaphase verlängern sie sich, werden weniger kompakt und vereinigen sich dann paarweise mit ihren zentralen Enden; die Vereinigung geschieht durch ein Lininband. Gleichzeitig spalten sie sich der Länge nach.

Das Stadium, auf welchem die Vereinigung erfolgt, bezeichnet Montgomery als Synapsis und bemerkt dazu folgendes (S. 299): „The term „synapsis“ is used here as it was first employed by Moore (1895), and later used by myself (1898), to denote that portion of the spermatogonic anaphase in which the reduction of number of the chromosomes is effected. There is no sharp line of demarcation between this stage and what has been termed by me the „early anaphase“; for the sake of convenience in description, the synapsis stage may be said to begin when the nuclear membrane has appeared, and when in the central pole of the nucleus, thus bounded, a large amount of nuclear sap is present.“

Nach der „Synapsis“ lässt Montgomery die Telophase der Spermatogonienmitose und dann erst (!) das Ruhestadium der Spermatocyten folgen.

Ebenso wie bei Peripatus will Montgomery (01) bei zahlreichen von ihm untersuchten Hemipteren gefunden haben, dass die „bivalenten“ Chromosomen in der späten Anaphase der letzten Spermatogonienteilung („Synapsis“ Montgomery) durch endweise Kopulation von zwei „univalenten“ gebildet werden.

Ich kann nicht umhin zu erklären, dass ich diesen Angaben durchaus skeptisch gegenüberstehe. Ich glaube, dass diejenigen Stadien, auf welchen nach Montgomery eine Kopulation von Chromosomen stattfinden soll, nicht vor, sondern hinter dem Ruhestadium der Spermatocyten gelegen sind und dass sie Prophasen der ersten Reifungsteilung darstellen. Auf diese Weise dürfte das von Montgomery beobachtete Auftreten längsgespaltener, der Zahl nach reduzierter Chromosomen in höchst einfacher Weise seine Erklärung finden.

Angenommen aber, die Beschreibung der Tatsachen wäre richtig, so würde es sich bei Montgomery um eine missbräuchliche Anwendung des Ausdrucks Synapsis handeln, da Moore (95) hiermit nicht ein Stadium der letzten Spermatogonienteilung, sondern ein solches bezeichnet hat, welches noch hinter dem Ruhestadium der Spermatocyten gelegen ist. Man vergleiche hierzu die Bemerkungen von Mc Clung (00, S. 91). —

Sutton (02) hat in den Spermatogonien von Brachystola 22 Chromosomen, 6 kleinere und 16 grössere, beobachtet, von denen je zwei immer gleich gross waren. Im Ruhezustand des

Kernes ist jedes der 16 grösseren Chromosomen in einem separaten Bläschen eingeschlossen; die sämtlichen Bläschen kommunizieren, indem sie in eine gemeinsame Kammer ausmünden, in welcher häufig die sechs kleineren Chromosomen gelegen sind.

Auf dem Spiremstadium der ersten Reifungsteilung treten nun elf Chromosomen auf, welche sich ebenso wie die elf Chromosomenpaare der Spermatogonien in eine Reihe bringen lassen. Sutton kann nicht glauben, dass sie anders entstanden sind als dadurch, dass je zwei gleich grosse Spermatogonienchromosomen an ihren Enden, welche in die gemeinsame Kernkammer vorragen, miteinander verschmolzen sind. „To such a conclusion additional weight is added by the occasional finding of telophases of the last spermatogonial generation which actually shows such a fusion“ (02, S. 30).

Ich kann meinerseits den Beweis, dass hier eine Kopulation stattfindet, nicht als erbracht ansehen. Ich bezweifle aber auch, dass die Angaben Suttons, nach welchen die Chromosomen der Spermatogonien einander paarweise in der Grösse entsprechen, richtig sind;[1]) ich möchte vielmehr glauben, dass dabei Zufälligkeiten zugrunde gelegen haben. Dass die Chromosomen derselben Teilungsfigur oft erhebliche Grössendifferenzen zeigen, ist längst bekannt und speziell für Hodenzellen z. B. von Henking (91, S. 693 und 695—696) und mir selbst (96, S. 39) angemerkt worden. Aber Chromosomen paare in den Spermatogonien zu unterscheiden, habe ich auch neuerdings bei den früher von mir untersuchten Objekten trotz aufrichtigen Bemühens nicht fertig gebracht. —

Weiter wird das Vorkommen einer endweisen Kopulation von Chromosomen von Montgomery (03) für die erste Reifungsteilung von Amphibien angenommen. Montgomery findet, dass die zwölf Chromosomen in der Prophase der ersten Teilung Schleifenform haben und meint, dass jeder Arm von einer dieser Schleifen ein univalentes Chromosom der Spermatogonien repräsentiert. Gegen diese Annahme finde ich nichts wesentliches einzuwenden, da sie der Hauptsache nach auf diejenige Brauers hinauskommt, nach welcher die Zahlenreduktion dadurch zustande kommt, dass der Chromatinfaden durch Querteilung in nur halb soviel Segmente zerfällt wie bei der Mitose einer Somazelle.

[1]) Trotzdem diese Angaben, wie mir bekannt ist, bereits von mehreren Autoren bei anderen Objekten bestätigt sind.

Um so nachdrücklicher möchte ich gegen die Darstellung, welche Montgomery von dem weiteren Verlauf der ersten Reifungsteilung bei Amphibien gibt, Einspruch erheben.

Nach Montgomery sollen die 12 Reifen, welche auf dem Tonnenstadium der ersten Reifungsteilung auftreten, nicht wie Flemming (87) beschrieben hat, durch eine Längsspaltung der Chromatinsegmente entstehen, bei welcher diese an den Enden entweder sich nicht völlig von einander trennen oder nachträglich wieder verkleben, sondern dadurch, dass 12 bügelförmige Chromatinfäden, welche längsgespalten sind, an ihren freien Enden mit einander verkleben. In der ersten Reifungsteilung soll sich die Verklebung wieder lösen, und zugleich sollen die Bügel an ihren Scheitelpunkten durchbrechen. Die erste Teilung ist demnach eine Querteilung.

Da Janssens und Dumez (03) diese Angaben bereits einer scharfen Kritik unterworfen haben, kann ich auf eine detaillierte Widerlegung verzichten und mich mit der erneuten Feststellung begnügen, dass die Schilderung, welche Flemming von der Entstehung der Reifen gegeben hat, durchaus zu Recht besteht.

Es muss aber bemerkt werden, dass auch Farmer und Moore (03 und 05) unabhängig von Montgomery bei Periplaneta und Selachiern (und bei einer Anzahl pflanzlicher Objekte) zu der gleichen Auffassung der Chromatinringe gelangt sind, wie dieser Autor sie für Amphibien ausgesprochen hat. Was die Zahlenreduktion anlangt, so lassen Farmer und Moore sie zustande kommen „by the association or by the non-separation of somatic pairs of chromosomes during the heterotypic prophase.“

Weitere Angaben über diesen Punkt sind in einer Mitteilung enthalten, welche Moore gemeinsam mit Miss Embleton veröffentlicht hat.

Moore und Embleton (06) beschreiben, dass bei Triton die Chromosomen nach Ablauf der Spermatogonienteilungen als unregelmässige Stäbe sichtbar bleiben, welche einzeln im Kerninnern verstreut liegen. Mit dem Herannahen der Reifungsperiode verbinden sich je zwei Stäbe paarweise, im allgemeinen so, dass sie sich mit je einem Ende aneinander lagern. Die dadurch entstandenen „gemini“ werden durch Wachstum und Verlängerung zu den Chromatinschleifen, welche in der Prophase der ersten Reifungsteilung auftreten; diese Schleifen werden der Länge nach gespalten. Der weitere Verlauf ist derselbe, wie ihn Farmer und Moore (03 und 05) und Montgomery (03) bereits früher beschrieben haben.

Moore und Embleton sagen S. 560, Anm.: „We regard our present observations, as well as those upon numerous other forms dealt with in our former paper with Professor Farmer, as incompatible with the idea, ..., that the split in the spirem of the first maiotic (heterotypic) division is due to an approxi-

mation, and are inclined to think that this view can only have originated through a confusion having been made between the conjugation during the formation of the gemini and the longitudinal fission which, without any doubt whatever, does take place during the spirem stage.“

Ich stimme mit Moore und Embleton darin durchaus überein, dass die Entstehung des Spaltes auf dem Spiremstadium der ersten Reifungsteilung nicht, wie viele Autoren annehmen, auf eine Annäherung (approximation) von Chromatinfäden zurückzuführen ist; im übrigen aber habe ich ihre Resultate bei einer Nachuntersuchung am Salamanderhoden nicht bestätigen können.

Bei Salamandra weist die Kernstruktur einige Zeit nach Ablauf der letzten Spermatogonienteilung dasselbe Bild auf wie nach den früheren; sie besteht aus groben, rundlichen oder eckigen Chromatinklumpen und einem Lininfadenwerk. Vereinzelt kommen auch stäbchenförmige Chromatinkörper vor; in grösserer Zahl beobachtet man solche jedoch nur gleich nach Ablauf des Dispiremstadiums, solange die Kerne noch ovale Formen haben. Zu diesem Zeitpunkt müsste demnach eine Kopulation von Chromatinstäben, wie Moore und Embleton sie beschreiben, vor sich gehen; ich habe aber weder dann noch später etwas davon finden können. Selbst wenn Chromatinstäbe sich noch längere Zeit erhalten und sich vereinigen sollten, so würde es bei Salamandra doch unmöglich sein, die „gemini“ durch die Wachstumsperiode hindurch zu verfolgen (vergl. auch unten S. 459). Nach den Abbildungen, die Janssens (01) von Zellen entsprechender Stadien des Tritonhodens gegeben hat, möchte ich aber glauben, dass die Verhältnisse hier die gleichen wie bei Salamandra sind.

Ebenso wenig beweisend wie die bereits besprochenen erscheinen mir die Angaben, welche Stevens (03) bei Sagitta, Gross (04 1, 04 2 und 06) bei Syromastes und Pyrrhocoris, Dublin (05) bei Pedicellina, Foot und Stroebell (05) bei Allolobophora, Montgomery (05) bei Lycosa über das Vorkommen einer endweisen Kopulation gemacht haben.

d) Parallele Kopulation der Chromosomen.

Die Möglichkeit einer parallelen Kopulation, welche schon von Rückert (92), Fick (93), Born (94) ins Auge gefasst

wurde, ist neuerdings zuerst wieder von v. Winiwarter (00) bei seinen Untersuchungen über die Ovogenese der Säugetiere vertreten worden.

Nach v. Winiwarter tritt bald nach Beginn der Wachstumsperiode in den Kernen, deren Chromatin bis dahin netzförmig angeordnet war, ein feiner und dünner Chromatinfaden auf, welcher zuerst die ganze Kernhöhle erfüllt (leptotene Kerne). Dann zieht er sich allmählich auf einen beschränkten Raum zusammen oder bildet einen nicht zu entziffernden Klumpen. Zu diesem Zeitpunkt existiert ein Parallelismus oder eine augenscheinliche Dualität der Fäden, die besonders für diejenigen von ihnen deutlich ist, die nicht in dem Klumpen einbegriffen sind (synaptene Kerne). Bald aber erfüllt der Chromatinfaden von neuem den ganzen Kernraum; er ist nunmehr perlschnurförmig und dick und zeigt nur an sehr wenigen Stellen Zeichen von Doppelheit (pachytene Kerne). Endlich teilt er sich in eine bestimmte Anzahl von Segmenten, die ihrerseits eine sehr deutliche Doppelheit zeigen (diplotene Kerne). Aber auch dieser Zustand ist vorübergehend und schliesslich nimmt das Chromatin wieder eine mehr oder weniger vollständig reticuläre Struktur an.

Aus dieser Schilderung ergiebt sich also, dass das Chromatin des Kerns zwischen zwei Stadien, in denen es eine reticuläre Struktur zeigt, in Form eines Fadens angeordnet ist. Dieser Faden wird nachdem er sich gebildet hat, zuerst doppelt, dann ist er einfach und schliesslich wird er noch ein zweites Mal doppelt.

Die Doppelheit der Fäden, wie sie zum ersten Mal in den synaptenen Kernen auftritt, könnte sich, wie v. Winiwarter zugibt, durch eine Längsspaltung erklären; diese könnte später vorübergehend wieder undeutlich werden. v. Winiwarter neigt aber vielmehr der Annahme zu, dass die Doppelheit durch eine Annäherung und darauf folgende Aneinanderlagerung von ursprünglich getrennten Fäden zustande kommt. Aus der Vereinigung dieser Fäden würde der dicke und perlschnurförmige Faden der pachytenen Kerne resultieren. Die Doppelheit, welche sich von neuem auf einem späteren Stadium zeigt, würde keine Längsspaltung sein, sondern einfach eine Lockerung von zwei zuerst aneinander gelagerten Fäden.

v. Winiwarter kann sich des Gedankens nicht erwehren, dass die Bildung des Klumpens unnütz sei, wenn es sich um eine

einfache Längsspaltung der Chromatinfäden handeln würde, umsomehr als diese Spaltung verschwindet und erst später wieder erscheint. Im Gegenteil scheint es ihm, dass die Konzentration der Fäden in dem Klumpen gerade den Zweck hat, die verschiedenen Teile der Fäden einander zu nähern, sie in Kontakt zu bringen und die dicken Fäden der pachytenen Kerne durch Aneinanderlagerung zu bilden. Er sagt (00, S. 105):

„Ce qui me pousse plutôt vers cette hypothèse, c'est d'une part, la présence du grumeau qui, loin d'être une formation artificielle, est au contraire une phase retrouvée dans la genèse des produits sexuels de quantité d'animaux les plus divers. Ce grumeau est donc un stade normal important; il doit se passer durant lui un phenomène qui, à mon avis, ne peut être une simple division longitudinale. D'autre part, avant le grumeau, il n'existe dans les cordons des noyaux leptotènes pas la moindre trace de dualité ni de parallélisme."

Wie ich oben auseinandergesetzt habe, bin ich der Meinung dass die Zusammenballung der Chromatinfäden in der „Synapsis" einzig und allein durch Reagentienwirkung bedingt wird; sie kann demnach meines Erachtens auch nicht die Bedeutung haben, die v. Winiwarter ihr zuschreibt, nämlich die Chromosomen einander zu nähern.

Ebenso wenig sind die weiteren Gründe, welche v. Winiwarter für seine Ansicht anführt, für mich überzeugend. Der einfache Faden der pachytenen Kerne, meint v. Winiwarter, sei sehr viel dicker als derjenige der vorhergehenden Stadien; die Verkürzung für sich allein könne keine so beträchtliche Verdickung erzeugen. Ferner sei die Doppelheit der Fäden, wie sie sich bei den diplotenen Kernen zeige, von denjenigen der synaptenen Kerne völlig verschieden. „Dans ceux-ci il y a plutôt parallélisme des filaments chromatiques, tandis que dans les premiers il y a la véritable dualité d'un cordon qui se dédouble."

Auf diese Weise kann man aber ebensogut argumentieren, dass bei der Mitose einer Epithelzelle des Salamanders eine Kopulation von Fäden stattfindet; denn auch hier ist der Faden der „pachytenen" Kerne sehr viel dicker als derjenige der früheren Stadien; nach unserer bisherigen Anschauung genügt aber die eintretende Verkürzung vollständig, um diese Verdickung zu erklären. Auch hier ist ferner die Doppelheit der Fäden in einem

frühen und in einem späten Stadium des Spirems durchaus verschieden; und zwar deswegen, weil zuerst eine Längsspaltung eintritt und dann erst die Längstrennung und Sonderung der Spalthälften folgt.

Übrigens darf nicht vergessen werden, dass v. Winiwarter seine Meinung durchaus als eine Hypothese hinstellt, deren Unsicherheit er sich bewusst sei. —

A. und K. E. Schreiner (04, 05) beschreiben bei Myxine ähnlich wie zuerst Moore (95) bei Selachiern und ich selbst (96) bei Salamandra, dass das Chromatin in der Wachstumsperiode ein feinfädiges, dichtes Reticulum bildet Eine Zeitlang sieht man zwischen den feinen Fäden eine Anzahl Chromatinklumpen, welche sich nach und nach verteilen. Dann bemerkt man, dass die Fäden „in der einen Hälfte des Kerns, nämlich derjenigen, ausserhalb welcher die Sphäre mit den beiden Centriolen gelegen ist, sich immer dichter ansammeln und hier parallel oder konvergierend gegen den Pol verlaufen, als würden sie von der Sphäre angezogen". Während der weiteren Entwicklung nähern sich je zwei von den feinen Fadenschlingen und lagern sich einander parallel, um nach und nach zu verschmelzen. Gleichzeitig strömt das Chromatin aus den Querkommunikationen in die langen Schlingen ein; diese kontrahieren sich und werden dicker. Während man unmittelbar nach dem Zusammenlegen in dem dicken Faden seine beiden Komponenten noch zu erkennen vermag, wird dies in der Folge mit der Kontraktion der Fäden schwieriger oder sogar oft unmöglich. Etwas später tritt aber die Doppelheit der Fäden wieder deutlicher hervor. Das Chromatin bildet auf diesem Stadium keinen zusammenhängenden Faden mehr, sondern ist in Schleifen gesammelt, die sich hauptsächlich unter der Oberfläche des Kerns ausbreiten. Durch die erste Reifungsteilung werden die beiden Komponenten der Doppelchromosomen von einander getrennt; diese ist somit eine Reduktionsteilung.

A. und K. E. Schreiner vermuten, dass die Reifungsteilungen auch bei anderen Wirbeltieren und ebenso bei Wirbellosen in solchen Fällen, wo zwei Längsteilungen beobachtet sind, nach dem gleichen Modus wie bei Myxine vor sich gehen. —

Wenn ich die dieser Arbeit beigegebenen Figuren betrachte, komme ich zu dem Resultat, dass A. und K. E. Schreiner nur

durch eine irrtümliche Seriierung ihrer Figuren zu der Annahme einer parallelen Kopulation gelangt sind. In den Figuren 61—63 sieht man eine grosse Anzahl feiner Fäden gegen dieselbe Stelle der Kernoberfläche gerichtet. Diese Fäden verlaufen einander parallel. Aber von einer Kopulation sieht man hier nichts, was von A. und K. E. Schreiner auch nicht behauptet wird. Die Kopulation soll sich in den Figuren 64—69 vollziehen oder vollzogen haben. Hier sind in der Tat Doppelfäden vorhanden. Diese sind aber meines Erachtens nicht durch Zusammenlagerung zweier Fäden, sondern durch Spaltung eines dickeren entstanden. Die Figuren 70—77 sind wahrscheinlich vor Fig. 64—69 einzuschalten. Dann aber sind die Befunde von K. E. Schreiner mit denjenigen von Flemming (87) und mir selbst (96) bei Salamandra durchaus im Einklang.

Eine weitere Arbeit derselben Autoren (06,1) behandelt die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen bei Tomopteris, einem pelagischen Anneliden.

Bei diesem Tier kommt nach A. und K. E. Schreiner ein eigentliches Kernnetz in der Wachstumsperiode nicht zur Entwicklung. Vielmehr kann man um diese Zeit noch deutlich die Chromosomen der letzten Spermatogonienteilung als lange, stark aufgelockerte, mit einander ungefähr parallel verlaufende Bügel erkennen. Die Enden der Bügel sind an der einen Seite des Kerns dicht neben einander gelegen, während ihre Scheitel der gegenüberliegenden Seite zugekehrt sind.

Die erste Veränderung, welche mit dem Chromatin vor sich geht, besteht nun darin, dass die Bügel sich zu deutlich begrenzten, feinen Fäden kondensieren; die Kondensation fängt an den freien Enden der Bügel an. Gleichzeitig bemerkt man, dass diese Enden zu je zweien gegen einander konvergieren. Sie nehmen darauf einen parallelen Verlauf an und vereinigen sich schliesslich zu Doppelbändern. Die Vereinigung schreitet weiter gegen die Bügelscheitel fort, welche sich inzwischen ebenfalls zu deutlichen Fäden kondensiert haben.

Aus den 18 Chromosomen der Spermatogonien gehen auf diese Weise durch parallele Vereinigung von je zweien, neun bivalente Chromosomen hervor. —

Mir fällt an dieser Beschreibung zunächst auf, dass bei Tomopteris das Ruhestadium der Spermatocyten, welches ich

selbst noch bei keinem Objekt vermisst habe, fehlen soll. Die Richtigkeit dieser Angabe glaube ich um so mehr bezweifeln zu dürfen, als zwischen den Fig. 15 und 16 von A. und K. E. Schreiner nicht unerhebliche Differenzen in der Grösse besonders der Kerne bestehen. Im übrigen bin ich der Meinung, dass die Kritik, welche ich an den Befunden über parallele Kopulation bei Amphibien zu üben habe, auch für Tomopteris zutrifft.

Bei Amphibien ist eine parallele Kopulation von Janssens (05) und ebenfalls von A. und K. E. Schreiner (06, 2) beschrieben worden.

Janssens, dessen Abhandlung (05) schon vor der Tomopterisarbeit von A. und K. E. Schreiner erschienen ist, findet in den Auxocyten des Batrachosepshodens am Ende des dünnfädigen Bouquetstadiums („bouquet leptotène") Kerne, in denen die proximalen Enden der Schleifen paarweise vereinigt sind, ohne dass man Verschmelzungen beobachten könnte. Auf einem etwas späteren Stadium („stade amphitène") weist der Kern am proximalen Pol die Struktur des pachytenen Bouquets auf, während er am distalen Pol noch das Aussehen des dünnfädigen Bouquets bewahrt hat. Die aufmerksame Betrachtung dieses Stadiums gibt nach Janssens die Erklärung für die Entstehung der dicken Fäden des nunmehr folgenden „bouquet pachytène"; sie resultieren aus der paarweisen Aneinanderlagerung dünner Fäden.

A. und K. E. Schreiner (06, 2) schildern eine parallele Kopulation von Chromosomen im Hoden von Salamandra maculosa folgendermaßen. Nach Ablauf der letzten Spermatogonienteilung lockern die bügelförmigen Chromosomen sich auf; es kommt aber bei Salamandra ebenso wenig wie bei Tomopteris zur Bildung eines eigentlichen Kernnetzes, das demjenigen der ruhenden Spermatogonienkerne an die Seite gestellt werden kann. „Auf einer bestimmten Stufe, wo die Kerne annähernd die Grösse der erwachsenen Spermatogonienkerne erreicht haben und die Grenzen der einzelnen Chromatinbügel noch, wenn auch nur schwer, erkennbar sind, hört die Auflockerung der Chromosomen auf und sie kondensieren sich wieder zu scharf begrenzten Schlingen, die die Chromosomen der Telophase mehrmals an Länge übertreffen, und die viel dünner sind, als sich die Chromosomen zu irgend einer anderen Zeit zeigen." Die Kondensation der Schlingen fängt an ihren freien (den Centriolen zugekehrten) Enden an und

setzt sich allmählich gegen ihre Scheitelpartien fort. „In der ersten Zeit nach dem Anfange der Kondensation sieht man daher, dass die Chromosomen im Polteile des Kerns als begrenzte Schlingen hervortreten, die sich im Gegenpolteile . . . . . in ein Wirrwar von Klumpen und feinen Verbindungsfäden verlieren."

Die weitere Entwicklung geht nun sehr rasch von Statten. Je zwei der dünnen Fadenschlingen nähern sich einander, und der Konjugationsprozess fängt an. Dieser „verläuft in allem wesentlichen wie der nämliche Prozess bei Tomopteris; die Bilder aus der Konjugation sind aber lange nicht so schön und klar wie bei diesem Objekte, was wahrscheinlich wenigstens zum Teil darauf beruht, dass die Konservierung des Chromatins bei Salamandra schwieriger gelingt." [1]) —

Ich habe diese die Amphibien betreffenden Angaben an dem in meinem Besitz befindlichen Präparatenmaterial gewissenhaft nachgeprüft, habe aber von einer parallelen Kopulation mit bestem Willen nichts finden können.

Bei Salamandra geht, wie ich hier schon S. 453 bemerkt habe, nach der letzten Teilung der Spermatogonien ebenso wie nach den früheren aus den Chromosomen des Dispiremstadiums ein Kerngerüst hervor, welches sich aus groben, rundlichen oder eckigen Chromatinklumpen und einem Lininfadenwerk zusammensetzt. Ich kann demnach A. und K. E. Schreiner durchaus nicht beistimmen, wenn sie behaupten, es käme nicht zur Bildung eines Kernnetzes, das dem der ruhenden Spermatogonienkerne an die Seite gestellt werden könne. Schon auf diesem Stadium kann man nicht mehr von einem Erhaltensein der Spermatogonienchromosomen sprechen.

Beim Übergang in die Wachstumsperiode beginnen nun, wie ich bereits 96 beschrieben habe, die von den Chromatinklumpen abgehenden Lininstränge sich mit Chromatin zu beladen, während die Klumpen selbst kleiner werden. Es erscheint ein ausserordentlich dichtes Chromatingerüst, das sich aus unregelmässig geformten Knoten und dünneren Bälkchen zusammensetzt. Derartige

[1]) In derselben Arbeit (06, 2) beschreiben A. und K. E. Schreiner ferner noch die Entwicklung der Samenzellen von Spinax niger und geben ausserdem eine nochmalige Darstellung des Reifungsprozesses bei Myxine, durch welche die „frühere Schilderung erweitert und an einigen Punkten auch berichtigt" wird.

Bilder treten in der Entwicklung der Samenzellen zum ersten Mal auf; in ihnen haben wir die Ruhestadien der Spermatocyten vor uns.

Ein derartiges schon 96 von mir gezeichnetes Ruhestadium haben A. und K. E. Schreiner in ihrer Fig. 4 wiedergegeben; sie bezeichnen es jedoch in der Figurenerklärung fälschlich als „späte Telophase“ der letzten Spermatogonienteilung. Von dieser ist es aber durch einen langen Zwischenraum getrennt, wie schon daraus hervorgeht, dass die Centrotheca Zeit gehabt hat sich zu bilden (vergl. hierzu meine Salamandraarbeit 96, S. 13—15 und 32). Der Behauptung, dass man auf diesem Stadium noch die Chromosomen der letzten Spermatogonienteilung erkennen könne, bedaure ich verständnislos gegenüber zu stehen.

Kurz darauf beginnt nach meiner (96) gegebenen Schilderung die Zelle in die erste Reifungsteilung einzutreten. Das Chromatingerüst des Kerns gewinnt mehr und mehr ein gleichmässiges Aussehen; die Knoten verschwinden, der Umfang der Chromatinbalken gleicht sich aus, sodass sie überall ungefähr gleich dick werden. In derjenigen Hälfte des Kerns, welche der Centrotheca mit den Centriolen zunächst liegt, sieht man, wie ich (96) anzugeben unterlassen habe, dass die Balken eine polare Orientierung annehmen; dabei verlaufen sie unter sich annähernd parallel. Gegen den Gegenpol zu verlieren sie sich in ein Gerüst. Zwischen den Balken konstatiert man zahlreiche feine Querverbindungen.[1])

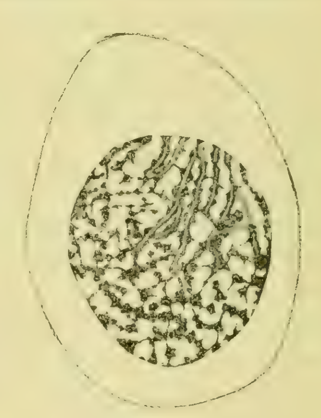


Fig. b. Spermatocyte I. Ordnung von Salamandra, im Beginn der Teilung.

An denjenigen Balken nun, welche polarwärts orientiert sind, kann, wie Janssens (01) zuerst beschrieben und in Fig. 32 abgebildet hat, gleichzeitig mit dem Hervortreten dieser Orientierung eine anscheinende Dualität erkennbar werden (vergl. Textfig. b).

---

[1]) Es verdient bemerkt zu werden, dass diese Querverbindungen sich sehr lange erhalten, zum Teil noch bis nach Auflösung der Kernmembran (vergl. meine Salamandraarbeit 96, S. 39).

Von dieser glauben Janssens (05) und A. und K. E. Schreiner (06, 2), dass sie durch parallele Kopulation von je zwei dünnen Chromatinfäden zu Stande kommt. Ich bin dagegen entschieden der Meinung, dass sie durch das erste Auftreten der Längsspaltung bedingt wird.

Schon die in der Zeichnung nicht wiederzugebende, ausserordentliche Dichtheit des Kerngerüstes, sowie die zahlreichen, zwischen den Fäden vorhandenen Querverbindungen lassen es meines Erachtens ausgeschlossen erscheinen, dass zwei Fäden sich der Länge nach aneinander lagern und sich vereinigen

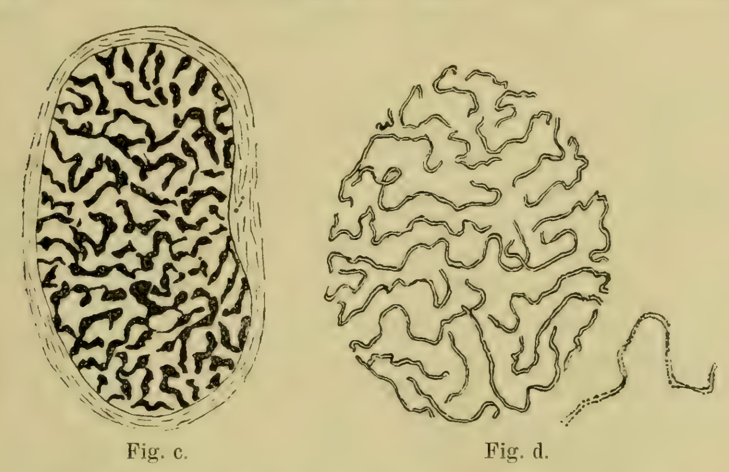


Fig. c. Fig. d.

Fig. c. Beginnendes Spirem (mit einem Teil der Zellsubstanz) von einer Endothel- oder Bindegewebszelle des Peritoneums (Salamander). Fig. d. Spirem von einer Epithelzelle der Mundbodenplatte (Salamander); nur der obere Umfang der Figur gezeichnet. Rechts ein Chromosom stärker vergrössert dargestellt. Nach Flemming (91).

könnten; die Fäden besitzen auf diesem Stadium überhaupt gar nicht die Möglichkeit freier Bewegung, wie sie etwa den fertigen Chromosomen nach Auflösung der Kernmembran zukommt.

Ferner aber ist die Dualität der Fäden, wie gesagt, überhaupt nur eine anscheinende; es handelt sich nicht je um ein Paar von parallel verlaufenden Fäden, sondern um je einen Faden, welcher längsgespalten ist bez. eine zweireihige Anordnung der Chromatinkörner aufweist.

Die Längsspaltung bei der Mitose erfolgt, wie Flemming zuerst für Epithel- und Bindegewebszellen der Salamanderlarve

gezeigt hat, „in einem viel früheren Stadium als viele Untersucher anzunehmen scheinen.“ Flemming beschreibt und zeichnet Längsspaltung bei sehr engen Spiremen (s. Textfig. d hier), „Manchmal,“ sagt er, „kann ich die Längsspaltung auch schon in noch frühzeitigeren Formen des Knäuels, als die eben beschriebenen sind, erkennen; ich wollte solche hier wegen der Schwierigkeit der Wiedergabe nicht zeichnen, da die dargestellten für das, was ich hier zeigen will, schon völlig genügen. Es ist aber darnach gar nicht unmöglich, dass schon in Formen, welche sehr nahe auf Fig. 6[1]) folgen, die Längsspaltung beginnt.“

„Man kann,“ heisst es weiter, „in diesen ihren ersten Stadien, und überhaupt weiter bis zur Muttersternform, ja eigentlich nicht wörtlich von einer Spaltung reden, da es in den Chromosomen ausser den zwei Chromatinkörnerreihen jetzt, wie vor der Spaltung, ein achromatisches Lininsubstrat gibt, das . . . . . die beiden Chromatinreihen zusammenhält in Form einer flachen Platte, der „lame intermédiaire“ Van Benedens, welcher zuerst bei Ascaris in späteren Stadien deren Vorhandensein feststellte[2]). Ich glaube aber wohl, ohne Missverständnisse anzuregen, den Ausdruck Spaltung hier anwenden zu können, da es keinen gleich kurzen und bezeichnenden gibt, und bemerke nur ausdrücklich, dass er sich lediglich auf die Zweireihenanordnung der Chromatinsubstanz beziehen soll.“

Die Befunde von v. Winiwarter, Janssens und A. und K. E. Schreiner bestätigen meiner Meinung nach nur für die erste Teilung der Ovo- bez. Spermatocyten, was Flemming zuerst für diejenige von Somazellen nachgewiesen hat: dass die Längsspaltung schon sehr früh auftritt bezw. (Flemming, schon 87, S. 448) „in den Fäden praeformiert“ ist.

In den letzten Jahren haben ferner noch eine parallele Kopulation von Chromosomen beschrieben: Schoenfeld (01) in den Spermatocyten des Stiers, Maréchal (04) in den Ovocyten von Selachiern, Tretjakoff (04) bei den Keimzellen von Ascaris megalocephala, Bonnevie (05) bei denjenigen einer Schnecke (Enteroxenos), Lerat (05) bei der Reifung der Geschlechtszellen von Cyclops, Stevens (55) in der Ovogenese von Sagitta und (06) bei den Keimzellen von Aphiden, Marcus (06) bei der Ei-

[1]) Hier als Textfigur c reproduziert.

[2]) La maturation de l'oeuf, pag. 327.

und Samenreife von Ascaris canis, A. und K E Schreiner (06, 3) in den Keimzellen von Ophyotrocha. Meines Erachtens dürfte in allen diesen Fällen Längsspaltung vorliegen, mit Ausnahme vielleicht des von Schoenfeld beschriebenen, wo die Parallelanordnung der Fäden mir überhaupt mehr als Zufälligkeit erscheint.

III. Meine Auffassung der Chromatinreduktion.

Mein Standpunkt in der Reduktionsfrage ist noch immer (allerdings mit einer wesentlichen Einschränkung[1]) derselbe wie im Jahre 1896, wo ich mich an die von Brauer ausgesprochene Auffassung anschloss, welche ihrerseits derjenigen von O. Hertwig am nächsten steht.

Nach meiner Meinung handelt es sich bei der Chromatinreduktion um zwei auch zeitlich scharf von einander getrennte Vorgänge: Herabsetzung der Chromosomenzahl und der Chromatinmasse. Die Herabsetzung der Chromosomenzahl wird im Beginn der ersten Reifungsteilung vollzogen, die Herabsetzung der Masse erfolgt durch die beiden Reifungsteilungen.

Ebensowenig wie O. Hertwig (90) betrachte ich die Chromosomen als „selbständige Individuen, die ihre Selbständigkeit auch im ruhenden Kern bewahren"; vielmehr nehme ich mit diesem Autor an, dass es sich bei ihnen ebenso wie bei den Spindelfasern und Polstrahlungen um Bildungen handelt, welche „vorübergehend bei der Kernteilung unter dem Einfluss der dann in Wirksamkeit tretenden Kräfte hervorgerufen" werden (O. Hertwig, 90, S. 108); „dass das Chromosom ein taktischer Verband ist, der nur unter besonderen Umständen in Kraft tritt und in welchem sich die elementaren Einheiten sammeln, um besondere Funktionen zu erfüllen, wobei es gleichgültig ist, ob die Sammlung stets in derselben Ordnung wie bei anderen Gelegenheiten stattfindet" (O. Hertwig, 06, S. 207).

Die gleiche Anschauung, für welche sich auch Brauer (93) ausgesprochen hatte, wird neuerdings besonders von Fick (05 [auch schon 99]) vertreten.

Von diesem Standpunkt aus besitzt aber die Herabsetzung der Chromosomen*zahl*, wie Rückert bereits (94, S. 530) bemerkt hat, überhaupt nur untergeordnete Bedeutung. Sie kommt dadurch

[1]) Die Frage nach der Existenz einer Idenreduktion betreffend.

zu Stande, dass die vorhandene Chromatinmasse sich im Beginn der ersten Reifungsteilung in der halben Anzahl von „taktischen Verbänden", Chromosomen zusammenfindet. Dies ist eine Tatsache, die als solche hingenommen werden muss. Eine besondere Erklärung dafür lässt sich nicht geben. Für den Fall, dass ein kontinuierlicher Spiremfaden gebildet wird, kann man mit Brauer annehmen, dass dieser Faden durch Querteilung in nur halb so viel Segmente zerlegt wird wie bei der Mitose einer Somazelle.

Die in halber Zahl auftretenden, der Länge nach gespaltenen Segmente können bei einer Anzahl von Tieren durch das Auftreten eines Querspalts noch einmal halbiert werden; dadurch entstehen „Vierergruppen" von der Art, wie sie von vom Rath und zahlreichen anderen beschrieben sind. Das Auftreten dieses Querspalts ist meines Erachtens als ein Rückschlag in die Spermatogonienmitose aufzufassen; irgendwelche Bedeutung kommt ihm nicht zu. Speziell möchte ich bis auf weiteres auch heute noch (ebenso wie 02, 2, S. 22) bezweifeln, dass es vorkommt, dass die Einzelstücke der so gebildeten Vierergruppen durch die beiden Reifungsteilungen auf die Spermatiden „verteilt" werden.

Was weiter die Herabsetzung der Chromatinmasse anbelangt, so besteht sie in einer Viertelung derselben durch zwei Teilungen, welche ohne Pause aufeinander folgen. Wie sich aus dem oben gesagten ohne weiteres ergibt, muss das einzelne Chromosom der Reifungsperiode, wenn es in die erste Teilung eintritt, doppelt soviel Chromatinmasse enthalten wie ein Chromosom einer Somazelle („Normalchromosom") im Beginn der Mitose. Da es nun durch die beiden Reifungsteilungen, zwischen welchen ein Ruhestadium ausfällt, zweimal nach einander halbiert wird, besitzt es nach Ablauf der zweiten Reifungsteilung nur noch die halbe Chromatinmasse wie ein Normalchromosom im Beginn der Mitose oder noch ebensoviel Chromatinmasse wie ein Normalchromosom am Schluss derselben.

Von derartigen Chromosomen, von denen jedes einem Chromosom einer Somazelle am Schluss der Mitose aequivalent ist, erhält nun der Kern der Spermatide, welcher sich zum Spermienkopf umwandelt, und ebenso der Eikern, die halbe Normalzahl. Beide Kerne besitzen demnach am Schluss der zweiten Reifungsteilung zunächst jeder nur ein Viertel der Chromatinmasse eines in die Teilung eintretenden Normalkerns. Bis zur Kopulation der Vorkerne im befruchteten Ei wächst ihre Chromatinmasse wieder auf das doppelte an; dadurch erhalten

sie den Wert von Halbkernen. Bei der Befruchtung vereinigen sich zwei Halbkerne zu einem Ganzkern.

Wann die Verdoppelung des männlichen Chromatins stattfindet, muss dahin gestellt bleiben. Möglich ist, dass in den Spermienkopf nur $^1/_4$ der Chromatinmasse eines Normalkerns verpackt wird und dass die Verdoppelung erst im männlichen Vorkern vor sich geht.

Nach obiger Auseinandersetzung wird man mir glauben, dass ich die Schwierigkeiten des Reduktionsproblems, von dem Janssens schreibt, dass es alle Welt beunruhigt, niemals recht begriffen habe.[1]) Schwierigkeiten werden in dieses Problem lediglich durch die „Individualitätshypothese der Chromosomen“ hineingebracht. Das Verhalten des Chromatins bei der Reifung der Geschlechtszellen ist nur ein Grund unter verschiedenen anderen, welche gegen die allgemeine Gültigkeit dieser Hypothese sprechen.

Wie ich bereits oben gesagt habe, verlaufen nach meinen Beobachtungen beide Reifungsteilungen stets unter dem Bilde einer Längsspaltung. Meistens wird angenommen und ich selbst (96 und 02) habe es bisher ebenfalls geglaubt, dass eine solche Verlaufsart mit einer Idenreduktion im Sinne Weismanns unvereinbar sei. Neuerdings bin ich von dieser Meinung, auf deren Irrtümlichkeit zuerst Fick (05, S. 187 u. 207) aufmerksam gemacht hat, zurückgekommen.

In den ruhenden Kernen ist das Chromatin wohl überall in Form von Körnchen vorhanden, welche durch eine gerüstförmig angeordnete Grundmasse von Linin, in welche sie eingelagert liegen, verbunden sind. Diese Körnchen gelten vielen Autoren als die „morphologischen Einheiten“ des Chromatins; von Weismann werden sie als die „Vererbungseinheiten“ (Ide oder Ahnenplasmen) angesprochen.

Auf Grund der Befunde von Balbiani (76) und Pfitzner (81) nimmt man nun meistens an, dass diese Körnchen in den Chromosomen hinter einander aufgereiht liegen. Der Längsspaltung der Chromosomen geht nach Pfitzner eine Teilung der Körnchen in zwei voraus.

[1]) Auch Brauer hat schon (1893, S. 207) erklärt, dass ihm „das Reduktionsproblem, soweit das Chromatin in Frage kommt, im wesentlichen gelöst“ scheine.

Auch Weismann lässt seine Ide im Chromosom hinter einander geordnet sein und durch die Längsspaltung halbiert werden.

Nun hat aber Flemming bei Epithel- und Bindegewebszellen der Salamanderlarve bereits 1882 konstatiert, dass er in den Knäueln „eine eigentliche Aufreihung der Körner nicht recht finden“ könne. „Die Körnchen“, sagt er 82, S. 204, „liegen in den Knäuelfäden nicht regelrecht gereiht, sondern ungleichmässig, schon bei feinfädigen Knäueln kommen oft mehrere Körnchen in einem Querdurchmesser des Fadens vor.“ Auch in Sternfiguren, die keine Längsspaltung zeigen, konnte Flemming „eine doppelte Aufreihung von Körnchen, wie sie Pfitzner darstellt, nicht ganz sicher sehen“ (S. 127). An Tochterkernfiguren von Knäuelform findet er die Körner im Faden irregulär verteilt (S. 218).

1891 hat Flemming dann weiter gezeigt, dass der Knäuelfaden auf dem frühesten Stadium bereits aus zwei Reihen von Chromatinkörnern besteht.

Ein Stadium, auf welchem die Körner einreihig aufgestellt sind, existiert demnach überhaupt nicht. Die Körner haben sich, wenn sie sich zum Spiremfaden anordnen, bereits geteilt, und zwar muss angenommen werden, dass je zwei durch Teilung entstandene Tochterkörner in gegenüberliegenden Reihen Platz nehmen.

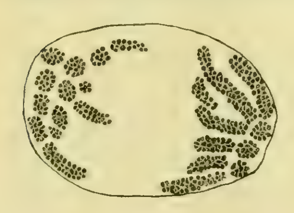


Fig. e.
Doppelsternstadium der Mitose, aus dem Kleinhirn eines Salamanderembryos von 8 mm Länge. Fixierung mit Osmiumsäure und Goldchlorid, Färbung mit Cyanin. Nach Altmann (94).

Wenn nun der im Beginn der Teilung ausserordentlich dünne Faden sich verkürzt, so müssen notwendig die Chromatinkörner jeder Spalthälfte zusammengeschoben werden, sodass sie nun nicht mehr hinter einander aufgereiht, sondern auf einem Querschnitt zu mehreren neben einander liegen. Da die Chromosomen sich nach Flemming (82, S. 236) noch über das Muttersternstadium hinaus bis zum Doppelsternstadium verkürzen und dafür entsprechend verdicken, so muss die Zusammenschiebung der Körner zu diesem Zeitpunkt am stärksten sein. Man vergleiche hierzu die Kernteilungsbilder (aus dem Kleinhirn von Salamanderembryonen), welche Altmann in der zweiten Auflag seines Buches auf Taf. 33 gegeben hat; ein Dyasterstadium (Fig. 7 von Altmann) habe ich hier in Fig. e reproduziert.

Unserer weiteren Betrachtung wollen wir die Reifungsteilungen des Salamanderhodens zu Grunde legen.

Was zunächst die erste Reifungsteilung anbetrifft, so finde ich keinen Grund, sie anders als eine erbgleiche im Sinne von Roux oder als „Äquationsteilung“ (Weismann) aufzufassen, d. h. also als eine solche, durch welche „identische“ Körnchen auf die Tochterzellen verteilt werden.

Wenn aber die erste Reifungsteilung eine Äquationsteilung ist und wenn, wie ich angenommen habe, eine Vermehrung des Chromatins, d. i. der Chromatinkörnchen zwischen erster und zweiter Reifungsteilung nicht stattfindet, dann muss die zweite Reifungsteilung unter allen Umständen eine Reduktionsteilung sein, weil die Zahl der Chromatinkörnchen bezw. Ide durch sie auf die Hälfte herabgesetzt wird; dabei ist gänzlich gleichgültig, ob die Chromosomen der Länge nach, wie bei Salamandra, oder auch der Quere nach (wenn dies thatsächlich irgendwo vorkommen sollte) geteilt werden.

Bei Salamandra tritt nun im Lauf der Reifungsteilungen noch eine Erscheinung auf, die besonders darauf hinweist, dass wir in der zweiten Teilung eine Reduktionsteilung vor uns haben. Dies ist die von Flemming entdeckte sogenannte zweite Längsspaltung der Chromosomen, welche im Doppelstern der ersten Teilung vor sich geht. Von Flemming wurde sie als ein „sonderbarer und unerklärlicher Vorgang“ bezeichnet; ich habe sie 1896 im Anschluss an Strasburger als Vorbereitung für die zweite Reifungsteilung aufgefasst.

Selbst wenn eine Vermehrung der Chromatinkörnchen zwischen beiden Reifungsteilungen stattfinden sollte, so könnte sie meines Erachtens jedenfalls nicht schon bis zum Eintritt dieser zweiten Längsspaltung vor sich gegangen sein. Bei den somatischen Zellen erfolgt sie doch wohl immer erst nach Ablauf der Mitose im Ruhestadium des Kerns bezw. kurz vor Beginn einer nächstfolgenden Mitose, nachdem die Körnchen auf das doppelte ihrer Grösse angewachsen sind.

Es ist demnach klar, dass durch die zweite Längsspaltung nichtidentische Chromatinkörner voneinander getrennt werden müssen. Nun werden aber die Schwesterfäden, welche aus dieser Längsspaltung hervorgehen, zu den Tochterchromosomen der zweiten Reifungsteilung (vergl. meine Salamandraarbeit, 96, S. 64).

Die letztere ist demnach als Reduktionsteilung im Sinne von Weismann aufzufassen.

Andere, nicht ganz so klare Verhältnisse, wie bei Salamandra und denjenigen Tieren, bei denen die Reifungsteilungen in gleicher Weise verlaufen[1]), scheinen bei Ascaris vorzuliegen. Hier sind die Chromosomen, welche im Beginn der ersten Reifungsteilung auftreten, bekanntlich von vornherein viergespalten; nach den Beobachtungen Brauers an den Spermatocyten bilden sie sich aus Gruppen von vier Körnern, die sich der Länge nach aneinander legen.

Geht man nun davon aus, dass der Chromatinfaden bei der Mitose eines Normalkerns von vornherein aus zwei Reihen von „identischen" Chromatinkörnern besteht, so kann man wohl annehmen, dass der viergespaltene Chromatinfaden der ersten Reifungsteilung bei Ascaris sich aus zwei Doppelreihen aufbaut und dass sich in jeder Doppelreihe identische Ide gegenüber liegen. Wenn diese durch die erste Reifungsteilung von einander geschieden werden, so muss die zweite Teilung auch bei Ascaris notwendigerweise eine Reduktionsteilung sein.

Der Unterschied zwischen Salamandra und Ascaris besteht demnach darin, dass bei Salamandra die Paare der Chromatinkörner sich im Spiremfaden eines hinter dem anderen anordnen, während sie bei Ascaris zu je zweien nebeneinander Aufstellung nehmen. Damit hängt es zusammen, dass bei letzterem Tier die Idenreduktion vom Beginn der ersten Reifungsteilung an vorbereitet ist, während sie bei Salamandra auf dem Dyasterstadium derselben Teilung in Angriff genommen wird.

IV. Das Verhalten des Chromatins im Bienenhoden.

Nachdem wir uns unsere Meinung über die Chromatinreduktion gebildet haben, kehren wir zum Bienenhoden zurück, wo die Reifungsteilungen einen so besonderen Verlauf zeigen.

Die Besonderheiten bestehen mit Rücksicht auf das Chromatin hauptsächlich darin, dass

1. die Herabsetzung der Chromosomenzahl im Beginn der ersten Reifungsteilung ausbleibt und
2. bei einer der beiden Reifungsteilungen die Teilung des Kerns unterdrückt wird.

---

[1]) Man vergleiche die Zusammenstellung bei Grégoire (05).

Die Erklärung für diese Besonderheiten ist offenbar darin zu suchen, dass die Drohne sich aus einem unbefruchtet gebliebenen Ei entwickelt, welches zwei Richtungskörperchen ausgestossen hat. Sämtliche Zellen, welche von diesem Ei abstammen, also auch die Genitalzellen, müssen demnach reduzierte Kerne, d. h. solche mit der halben Chromosomenzahl und Chromatinmenge besitzen.

Die daraus sich ergebenden Konsequenzen liegen auf der Hand: es muss eine nochmalige Reduktion des Chromatins bei der Samenreifung unterbleiben; denn, wie Giglio-Tos (05, S. 369—370) bereits dargelegt hat: . . . . „dato che la maturazione delle cellule sessuali maschili si facesse, anche nell' ape, nel modo solito con cui ha luogo negli altri Metazoi, ne seguirebbe pure necessariamente che ciascun spermatide non conterrebbe che un numero di cromosomi metà della metà cioè $^1/_4$ del numero normale.

Si capisce allora come un uovo fecondato da uno spermatozoo proveniente da un simile spermatide non potrebbe a sua volta possedere, dopo la fecondazione, che $^1/_2 + ^1/_4$ ossia $^3/_4$ del numero normale di cromosomi, e quindi alla loro volta le uova prodotte dalla regina derivata da quest' uovo, dopo l'emissione dei due globuli polari, non ne avrebbero più che $^1/_2$ dei $^3/_4$ ossia $^3/_8$ del normale e naturalmente gli spermatidi dei maschi derivati da queste uova $^1/_2$ dei $^3/_8$ ossia $^3/_{16}$. Ciò vale a dire, in poche parole, che ad ogni generazione il numero dei cromosomi diminuirebbe e tenderebbe a diventare nullo.“

Die Chromatinreduktion bei den übrigen Metazoen besteht nun aber, wie wir im vorigen Kapitel gesehen haben, in einer Herabsetzung der Chromosomenzahl, welche im Beginn der ersten Reifungsteilung erfolgt, und in einer Viertelung der Chromatinmasse durch zwei auf einander folgende Teilungen; die zweite dieser Teilungen ist mit einer Idenreduktion verbunden.

Im Bienenhoden sehen wir nun zunächst die Herabsetzung der Chromosomenzahl unterbleiben, indem in den Spermatocyten dieselbe Anzahl von Chromosomen auftritt wie in den Spermatogonien. Zweitens erfolgt nur eine einzige Kernteilung, durch welche die vorhandene Chromatinmasse wieder auf $^1/_4$ des Chromatinbestandes eines Normalkerns reduziert wird. Diese Kernteilung, welche die zweite Knospung begleitet, ist die bei der ersten Reifungsteilung unterdrückte und wahrscheinlich eine

Aequationsteilung; eine Idenreduktion müssen die Zellen des Drohneneies ja schon bei der Ausstossung des zweiten Ei-Richtungskörpers erfahren haben.

Auch Giglio-Tos (05) hat aus den Beobachtungen, die ich in meiner vorläufigen Mitteilung niedergelegt habe, bereits den Schluss gezogen, dass eine Chromatinreduktion im Bienenhoden unterbleibt, obgleich er ihr gegenüber einen wesentlich anderen Standpunkt einnimmt als ich.

Bei der vorstehenden Erörterung bin ich von der Annahme ausgegangen, dass die Richtungskörperbildung im Drohnenei in gleicher Weise erfolgt, wie bei anderen Metazoen und dass die Keimzellen hier wie dort den gleichen Ursprung haben. Das ist nun aber nach den Untersuchungen von Petrunkewitsch (01 und 03) nicht der Fall. Die Richtungskörper des Drohneneies gehen nach ihm nicht zu Grunde, sondern entwickeln sich zu den Urgenitalzellen; die Richtungskörperbildung selbst soll (Petrunkewitsch 01) folgendermaßen ablaufen.

In der ersten Richtungsspindel treten 16 Chromosomen auf, welche durch eine Äquationsteilung halbiert werden. Bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers findet eine Reduktion der Chromosomenzahl um die Hälfte statt, indem die 16 Tochterchromosomen der ersten Teilung in 2 Gruppen von je 8 auseinanderweichen. Beide Richtungskörper bleiben im Cytoplasma des Eies liegen.

Im ersten Furchungskern, der im Drohnenei durch einfaches Wachstum aus dem Eikern hervorgeht, kommt es wieder zu einer Verdoppelung der Chromosomenzahl, was nach Petrunkewitsch als wahrscheinlich vorauszusetzen war. Statt 8 treten 16 Chromosomen auf; nach Petrunkewitsch entstehen sie „vermutlich durch Längsspaltung der 8 Chromosomen mit einem Ausbleiben der entsprechenden Teilung in zwei Tochterkerne."

Ebenso wie das Ei bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers soll sich auch der erste Richtungskörper „mit einer Reduktion in zwei Hälften teilen," von denen die periphere aus dem Ei entfernt wird und zu Grunde geht; die centrale Hälfte dagegen kopuliert regelmässig mit dem zweiten Richtungskörper und gibt so einen „Richtungskopulationskern" mit der Chromosomenzahl 16.

In seiner zweiten Arbeit (03) will Petrunkewitsch gefunden haben, dass die männlichen Geschlechtszellen von diesem Richtungskopulationskern in direkter Folge abstammen; sie würden demnach ebenfalls die Chromosomenzahl 16 haben.

Dieses letztere Ergebnis von Petrunkewitsch hat nun Giglio-Tos (05) mit demjenigen meiner vorläufigen Mitteilung verglichen und ist dabei zu dem Resultat gekommen, dass entweder das eine oder das andere falsch sein muss. Hierin kann ich ihm nicht beipflichten. Mögen die Angaben von Petrunkewitsch Bestätigung finden oder nicht, die Annahme, dass die Urgenitalzellen der Drohne 16 Chromosomen erhalten müssen, stimmt jedenfalls[1]) mit meinen Beobachtungen über die Chromosomenzahl bei der Mitose der Spermatogonien durchaus überein. Giglio-Tos findet hier einen Widerspruch nur deshalb, weil er 16 irrtümlicher Weise als Normalzahl der Chromosomen bei der Biene betrachtet. Wenn sie das wäre, müsste allerdings bei der Samenreifung eine Reduktion erfolgen. 16 ist aber bereits die reduzierte Zahl. Daher erfordern auch die Beobachtungen von Petrunkewitsch einen Verlauf der Reifungsteilungen, wie er durch meine Untersuchungen aufgedeckt ist.

Zu der irrtümlichen Annahme, das 16 die Normalzahl der Chromosomen sei, ist Giglio-Tos wohl in erster Linie durch Petrunkewitsch veranlasst worden[2]), welcher (01, S. 592) angibt, dass im ersten Furchungskern des befruchteten Bieneneies 16 Chromosomen auftreten. Diese Angabe von Petrunkewitsch muss unrichtig sein; denn sie steht im Widerspruch mit seiner anderen, dass die Anzahl der Chromosomen in der ersten Richtungsspindel 16 beträgt; diese aber stimmt mit meinen Befunden überein, nach welchen bei den Spermatocyten 16 Chromosomen auftreten und ebensoviele in den Kern der Spermatide übergehen. Demnach ist 16, wie gesagt, die halbe Normalzahl; in den Ovogonien der Königin muss die Zahl der Chromosomen 32 betragen.

Zum Schluss sei noch einmal auf die merkwürdige Tatsache hingewiesen, dass in den Follikelzellen des Hodens nicht

[1]) Was Giglio-Tos 1905 noch nicht bekannt war.

[2]) Wenn Giglio-Tos sich hierfür auch auf meine vorläufige Mitteilung beruft, so liegt hier ein Missverständnis vor, an welchem ich mich unschuldig fühle.

16, sondern eine viel grössere Anzahl von Chromosomen (über 60) auftreten. Damit stimmt überein, dass nach Petrunkewitsch (01) in den Äquatorialplatten der Blastodermzellen, beim Drohnenei (S. 588) sowohl wie beim befruchteten Ei (S. 592 Zeile 17 von oben), etwa 64 Chromosomen sich finden. Ich schliesse daraus, dass im Lauf der Entwicklung die 16 Chromosomen des Drohneneies in den somatischen Zellen jedes in vier, die 32 Chromosomen dagegen, die nach meiner Annahme im befruchteten Ei vorhanden sind, jedes in zwei zerlegt werden.

V. Centriolen.

Im Jahre 1902 habe ich dagegen Einspruch erhoben, dass die mit Eisenhämatoxylin färbbaren Doppelkörnchen der Gewebs- und Hodenzellen als Centrosomen bezeichnet werden; ich habe gezeigt, dass sie vielmehr den Centriolen entsprechen, welche Boveri im Innern der Centrosomen beschrieben hat.[1])

Zu meiner Genugtuung habe ich konstatieren können, dass die richtige Bezeichnung Centriolen für die Doppelkörnchen seitdem von zahlreichen Autoren in Gebrauch genommen ist.

Andere Autoren wollen sich zwar der Erkenntnis nicht verschliessen, dass die von mir vertretene Meinung zutreffend ist, glauben aber nichtsdestoweniger fortfahren zu dürfen, bei Gewebs- und Hodenzellen von Centrosomen zu reden.

Abgesehen davon, dass diese Bezeichnung falsch ist, muss es aber notwendig zu Missverständnissen führen, wenn dieselben Autoren einmal die Doppelkörnchen, welche meines Erachtens allein allgemeine und dauernde Zellorgane sind, als Centrosomen ansprechen und dann die gleiche Bezeichnungsweise für die Hüllen (von wahrscheinlich nur sekundärer Bedeutung) verwenden, von welchen die Doppelkörnchen in sich teilenden Ei- und Furchungszellen umgeben sind. Die Bezeichnung Centrosom (oder Centralkörper) sollte ausschliesslich für diese Centriolenhüllen reserviert bleiben, vorausgesetzt, dass man nicht vorzieht, den genannten Ausdruck wegen der vielen Verwirrung, die durch seinen Missbrauch angerichtet ist, ganz zu vermeiden und statt dessen einen

---

[1]) Der historische Entwicklungsgang unserer Kenntnisse von den zellulären Centren bis 1891 findet sich in meinem Nachruf auf Flemming (Münchener medizinische Wochenschrift 1905, Nr. 46) kurz dargelegt.

anderen (nach meinem Vorschlag [02, 2. S. 53]: Centrosphäre) zu verwenden.

Dass die Doppelkörnchen tatsächlich Centrosomen vorstellen, hat meines Wissens allein Goldschmidt versucht aufrecht zu erhalten. Goldschmidt (05, S. 617—620) beschreibt, dass die Centrosomen der ersten Reifungsteilung im Ei eines Trematoden, Zoogonus, meistens „in Form kräftiger, winklig geknickter Stäbchen" erscheinen, die sich mit Eisenhämatoxylin vollständig schwärzen; oft sind es aber auch gerade Stäbchen von „bisweilen mächtigen Dimensionen".

Nach Ausstossung des ersten Richtungskörpers teilt sich das im Ei zurückgebliebene Centrosom; wie, vermag Goldschmidt nicht anzugeben; jedoch schliesst er aus meinen Befunden bei Schmetterlingen, dass die beiden Schenkel des winkelförmigen Stäbchens am Scheitel durchbrechen.

Weiter erfolgt eine „Transformation des Centrosoms". Die stabförmigen Centrosomen wandeln sich in kuglige von dem gewöhnlichen Aussehen um. Als ein Stadium dieser Umwandlung bildet Goldschmidt ein „elliptisches Körperchen" ab, „das sich ziemlich stark entfärbt hat und im Innern einen sehr zarten schwarz gefärbten Stab enthält".

Goldschmidt glaubt nun, dass „dies Auftreten verschieden geformter Centrosomen und ihre Umwandlung in einander für den Centrosomenbegriff nicht unwesentlich" sei. Für ihn handelt es sich darum: „Entspricht die ganze grosse von Boveri Centrosom genannte Kugel den kleinen Körnchen, die die Spindelpole der Gewebszellen einnehmen, ist das „Zellorgan" das ganze Boverische Centrosom oder nur das Centriol?" „Für das mir vorliegende Objekt," sagt er, „muss ich mich durchaus auf den Standpunkt Boveris (1901) stellen. Es wird mir wohl jedermann ohne weiteres zugeben, dass die V-förmigen Centralkörper der I. Reifungsteilung nicht anders zu beurteilen sind als die gleichen Bildungen anderer Zellen, die z. B. von Meves, einem Gegner Boveris, ohne weiteres den Centralkörpern der Gewebezellen, den Doppelkörnchen etc. verglichen werden." Die Stäbe der ersten Reifungsteilung bei Zoogonus wandeln sich nun aber nach ihrer Teilung direkt in kugelige Centrosomen mit Centriol um. „Es kann also auch das kuglige Centrosom nicht anders beurteilt werden, es ist das wirkliche Centrosom Boveris, sein

Centriol nichts anderes als eine besondere Differenzierung im Innern."

Meinerseits bin ich nun aber nicht der Ansicht, dass die geraden oder winklig geknickten „Stäbe", welche bei der ersten Reifungsteilung von Zoogonus auftreten, den V-förmigen Cytozentren bei Schmetterlingen gleichwertig sind; letztere sind zweifellos Centriolen; die „Stäbe" dagegen, welche Goldschmidt beschreibt, sind meines Erachtens Centrosomen[1]), wie Goldschmidt sie auch bezeichnet.

Und zwar möchte ich glauben, dass es sich nicht um wirkliche Stäbe handelt, sondern um Kanten- ansichten von platten Scheiben. Centrosomen von dieser Form sind schon mehrfach beschrieben worden. Eine besonders starke Abplattung zeigen sie nach Fürst (98) in den Ovogonien von Ascaris auf bestimmten Stadien der Mitose. Auf dem Muttersternstadium besitzen sie hier die Form biconvexer Linsen, deren nach innen gekehrte Fläche beträchtlich stärker gewölbt ist als die äussere. Vom Stadium der Metakinese an erscheinen sie noch stärker abgeplattet. Nach erfolgter Teilung werden sie zu ganz platten Scheiben, deren Länge mehr als den halben Durchmesser der ganzen Zelle betragen kann. Das Centriol macht diesen merkwürdigen Formenwandel nicht mit; es ist noch in der ganz platten Scheibe als ein einfaches kugeliges Körnchen zu sehen.

Wenn nun aber die von Goldschmidt beschriebenen Gebilde, welche bei der ersten Reifungsteilung von Zoogonus auftreten, tatsächlich Centrosomen sind, so erscheint ihre Umwandlung in Kugeln nicht weiter sonderbar. Die Folgerung, welche Goldschmidt an diese Umwandlung knüpft, ist dann hinfällig. Für die Frage aber, ob „das Zellorgan das ganze Boverische Centrosom oder nur das Centriol ist", kommen Goldschmidts Beobachtungen dann ebensowenig wie diejenigen von Fürst in Betracht.

Die erste Reifungsteilung im Hoden der Drohne ist, was die Centriolen anlangt, dadurch ausgezeichnet, dass diese

[1]) Die von Goldschmidt beobachtete Schwarzfärbung der in Rede stehenden Gebilde beweist ja keineswegs, dass ein Centriol vorliegt; es können sich auch die ganzen Centrosomen durch und durch schwarz tingieren.

bei ihr in grösserer Zahl auftreten. Was aber besonders merkwürdig erscheinen muss, ist dieses, dass sämtliche Centriolen mit Ausnahme eines einzigen auf die Oberfläche der sich bildenden Knospe verlagert werden. Dieser Vorgang erscheint in seiner Bedeutung völlig rätselhaft; vielleicht wird es gelingen, ihn durch das Studium der Reifungsteilungen bei nahe verwandten, speziell phylogenetisch älteren Tierformen dem Verständnis näher zu rücken.

Ein Auftreten multipler Centriolen in Spermatocyten ist bereits früher von mir selbst bei Paludina und von Koltzoff bei Galathea beobachtet worden;[1]) aber keiner dieser beiden Fälle, die auch selbst noch in ihrer Bedeutug dunkel sind, erscheint geeignet, zur Aufklärung des vorliegenden beizutragen,

Ich fand (02), dass in den Spermatocyten erster Generation von Paludina, welche zur Entstehung oligopyrener Spermien führen, die hier sehr grossen Centriolen, indem sie an die Pole der Spindelfigur auseinanderrücken, in eine Anzahl von Körnern zerlegt werden, welche zunächst auf einem Haufen beisammen bleiben. Diese Körnchen (24 an der Zahl) verteilen sich dann im Beginn der zweiten Reifungsteilung unter der Zelloberfläche, um sich weiter unter ihr an zwei einander gegenüberliegenden Punkten zu zwei Haufen von je 12 zu sammeln, welche die Pole der Spindelfigur bilden. Die Zerlegung der Centriolen in Körner, wie sie sich im Beginn der ersten Reifungsteilung vollzieht, bedeutet, wie ich vermutet habe, in erster Linie eine Vorbereitung für den Umwandlungsprozess der Spermatide in den Samenfaden. Bereits in der Anaphase der zweiten Reifungsteilung sieht man nämlich von den Centriolenkörnern feine Fäden auswachsen, welche später zu dem Wimperbüschel werden, das an dem reifen oligopyrenen Spermium vom hinteren Ende des sogenannten Mittelstücks ausgeht.

[1]) Schon vorher hatte Eisen (00) multiple Centriolen in Spermatocyten von Batrachoseps als „Archosomen“, speziell „accessorische“, beschrieben. Es lässt sich jedoch mit Bestimmtheit behaupten, dass es sich höchstens bei einem kleinen Teil der „accessorischen Archosomen“ um Centriolen handeln kann. Als solche kommen vielleicht die einfachen oder doppelten Körnchen in Betracht, welche nach Eisen in der Anaphase der ersten Reifungsteilung unter der Zelloberfläche an der Spitze von Faserkegeln gelegen sind, die gegen den Kern zu ausstrahlen (man vergl. besonders die Fig. 69 von Eisen).

Koltzoff hat bei Galathea squamifera, einem Decapoden, einen ähnlichen Zerlegungsvorgang beobachtet, wie ich bei Paludina, aber mit Besonderheiten, welche ihm eine grosse Bedeutung zu haben scheinen. In den Spermatocyten erster Ordnung dieses Tieres findet er zwei grosse Centriolen (ohne Centrotheca), welche zuerst eine kugelige Form aufweisen. Später nehmen sie Stäbchenform an. Sie werden dann, nachdem sie sich noch stark vergrössert haben, von neuem sphärisch und beginnen nunmehr sich zu zerlegen. Jedes Centriol wird zuerst durch zwei, dann durch vier Körner ersetzt; schliesslich sieht man an Stelle der zwei Centriolen einen Haufen von Körnern, die ziemlich verschieden gross und deutlich sind. Im Beginn der Mitose entwickelt sich ein neues Paar von Centriolen aus den Zerfallsprodukten der alten. Diese Entwicklung kann in zweierlei Weise vor sich gehen. Einmal sieht man häufig, dass der Körnerhaufen sich in zwei Hälften teilt, von denen jede sich in ein grosses sphärisches Centriol umwandelt. Beide Centriolen entfernen sich voneinander, wobei sich eine Spindel zwischen ihnen anlegt. Es können aber auch die beiden Körnerhaufen als solche auseinander rücken, wobei sie durch eine Kette von Körnern, deren jedes Strahlen aussendet, miteinander verbunden bleiben; auf diese Weise kann sich eine mehrpolige Spindel (mit drei oder höchstens vier Polen) bilden. Auf dem Stadium der Metakinese bemerkt man jedoch immer die gewöhnliche Spindel mit zwei kleinen Centriolen an jedem Pol, sodass die Spermatocyten zweiter Ordnung und die Spermatiden normale Centriolen erhalten.

Nach Koltzoff handelt es sich in diesem Fall in erster Linie um eine „Reorganisation“ der Centriolen; welche Bedeutung sie hat, darauf lässt sich allerdings eine bestimmte Antwort nicht geben.

Während die erste Reifungsteilung im Bienenhoden durch ihren Reichtum an Centriolen ausgezeichnet ist, weist bei der zweiten auffallenderweise nur der eine von beiden Spindelpolen ein solches auf. Dieses Centriol ist dasselbe, welches bereits bei der ersten Reifungsteilung den einen Spindelpol einnahm. Es ist die ganze Zeit hindurch einfach geblieben; eine Teilung desselben geht weder in der Anaphase der ersten, noch auch in derjenigen der zweiten Reifungsteilung vor sich.

Die Fasern der zweiten Spindelhälfte sind merkwürdigerweise auf die Basis des ersten Richtungskörpers zentriert. An diesem Spindelpol erfolgt die Ausstossung des zweiten Richtungskörpers, also genau an derselben Stelle, an welcher auch der erste ausgestossen ist.

Hierbei sei darauf hingewiesen, dass auch die beiden Richtungskörper eines Eies, wenn auch vielleicht nicht bei allen, so doch jedenfalls bei den meisten Tieren, stets an ein und derselben Stelle der Eioberfläche abgeschnürt werden. Genau wie in den Spermatocyten der Biene bildet sich auch hier der Hügel, der den zweiten Eirichtungskörper aufnimmt, unterhalb des ersten, so dass der erste Richtungskörper auf der Spitze des zweiten zu sitzen kommt.

Extrazelluläre, von den Centriolen ausgehende Fäden sind bei Spermatocyten zuerst von Moore (95) gesehen worden. Moore fand sie bei Spermatocyten zweiter Ordnung von Selachiern; er liess sie allerdings irrtümlicherweise von dem der Zellwand zunächst liegenden Punkt der „Archoplasmaoberfläche" ausgehen. Später sah er sie schwinden, dann aber in den Spermatiden von neuem auftreten und zu den Achsenfäden der Spermien werden.

Ihr Auftreten in den Spermatocyten zweiter Ordnung betrachtet Moore als einen abortiven Versuch zur Schwanzbildung und als ein Anzeichen dafür, dass die Geschlechtszellen in denjenigen Generationen, welche auf das Synapsisstadium folgen, zu dem Zustand geisseltragender Gameten zurückzukehren suchen.

Neuerdings haben auch A. und K. E. Schreiner (05, S. 329) in Spermatocyten zweiter Ordnung von Myxine einen feinen Faden mit einem der beiden in der Zelle vorhandenen Centriolen in Verbindung gesehen; auch hier schwindet er später, um dann in den Telophasen der zweiten Reifungsteilung von neuem hervorzuwachsen.

Bei der Honigbiene treten nach meiner oben gegebenen Beschreibung Fädchen, welche von den Centriolen ausgehen, bereits in den jungen Auxocyten auf; sie schwinden in den Prophasen der ersten Reifungsteilung und erscheinen erst nach Ablauf der zweiten Teilung wieder.

Während in den bisher genannten Fällen die Fäden, welche bei den Spermatocyten von den Centriolen auswachsen, später

wieder untergehen, sehen wir sie, nach meinem Befund (97 u. 00), bei Schmetterlingen, wo sie ebenso wie bei der Biene bereits vor Beginn der ersten Reifungsteilung auftreten, während des ganzen Verlaufs der Reifungsteilungen persistieren und direkt zu den Achsenfäden der Spermien werden. Die zwei V-förmig gestalteten Centriolen, welche sich bei den Schmetterlingen in den Spermatocyten erster Ordnung finden, tragen an ihren beiden, an die Zelloberfläche anstossenden Enden Fäden, die ebenso wie bei der Biene mit Bläschen endigen. Solcher Fäden gibt es demnach vier. Die Centriolen brechen nun, nachdem sie an die Spindelpole auseinander gerückt sind, etwa auf dem Stadium der Metakinese an der Knickungsstelle des V durch. Dadurch entstehen an jedem Spindelpol zwei Stäbchen, welche jedes mit einem Faden versehen sind. Diese Stäbchen treten nach Ablauf der ersten Teilung an die Pole der zweiten. Jede Spermatide bekommt daher einen einzigen Faden, welcher zum Achsenfaden des sich entwickelnden Spermiums wird. Man kann also sagen, dass die erste Bildung des Achsenfadens bei Schmetterlingen auf ein Stadium vor Beginn der ersten Reifungsteilung zurückverlegt ist.

VI. Mitochondrien.

Die Literatur über die Mitochondrien der Hodenzellen habe ich mich 1900 bemüht in meiner Arbeit über die Entstehung des von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkerns mit möglichster Vollständigkeit zusammenzustellen.[1])

Was das Verhalten der Mitochondrien in sich teilenden Hodenzellen betrifft, so sind seitdem eine Anzahl neuer Beschreibungen, von Nils Holmgren (02), Prowazek (02), Voinov (03), P. Bouin (05), Depdolla (05), A. und K. E. Schreiner (05, 1), Gross (06), Zweiger (06) u. a. hinzugekommen. Sie zeigen wiederum, was sich schon aus den Arbeiten von Benda und mir ergab, dass das Verhalten der Mitochondrien während der Mitose ein sehr verschiedenes sein kann.

Ihre Anordnung in den sich teilenden Spermatocyten der Biene erinnert mich am meisten an diejenige in denselben Zellen

[1]) Benda (03, S. 774) tadelt, dass ich hierbei eine Vorsicht, die ich ihm hinsichtlich der Identifizierung seiner Mitochondrien mit anderen ähnlichen Gebilden in Körperzellen empfohlen haben soll (?), selbst ausser Acht gelassen hätte. Ich vermag die Berechtigung dieses Vorwurfs nicht zuzugeben; ihn im einzelnen zu widerlegen, würde zu weit führen.

bei Blaps, in welchen die Spindelfigur nach Benda dicht von stäbchenförmigen Chondromiten umgeben ist, die eine zweite, äussere, Spindel- oder Tonnenfigur bilden. —

Koltzoff (06) hat in einer ausgezeichneten Arbeit die Anschauung begründet, dass die Mitochondrien „formative Zellelemente repräsentieren, deren hauptsächlichste Bedeutung in der Bildung eines festen Skeletts liegt." Von diesem Standpunkt aus könnte man, bei Betrachtung von Bildern wie etwa Fig. 94 — 96, 104—107 auf Taf. XXV und 119—121, 130—132 auf Taf. XXVI hier, daran denken, dass die Chondromiten, indem sie an demjenigen Ende, welches der sich bildenden Knospe zugekehrt ist, Fortsätze vorstrecken, die Vortreibung der Knospe, wenn nicht bedingen, so doch wenigstens erleichtern. Man vermag allerdings nicht recht einzusehen, wie die Chondromiten selbst Halt in der Zelle gewinnen können. —

Neuerdings sind von Goldschmidt in den verschiedensten Gewebszellen von Ascaris sog. „Chromidialstränge" beschrieben worden, die nach seiner Überzeugung (04, 1, S. 249) das gleiche sind wie die Mitochondrien und Chondromiten. Diese Stränge zeigen sich bald mächtig, bald schwach entwickelt; zuweilen fehlen sie sogar vollständig. Dies hängt nach Goldschmidt nachweislich mit verschiedenen Funktionszuständen der Zellen zusammen. Die Chromidialstränge färben sich stets intensiv chromatisch, in gleichem Farbenton wie das Kernchromatin; nach Goldschmidt stehen sie zu diesem in direkter Beziehung: „aus den Kernen treten bisweilen chromatische Körper aus, die mit der Neubildung der Chromidien zusammenhängen" (04, 2, S. 48). Von den Mitochondrien, sagt Goldschmidt (04, 2, S. 67), sei allerdings nichts derartiges bekannt; er bezweifelt aber nicht, dass dies festgestellt werden wird.

Demgegenüber muss ich konstatieren, dass weder meine früheren noch meine diesmaligen Beobachtungen für eine derartige Annahme irgendwelchen Anhalt bieten. —

In allerletzter Zeit erhielt ich durch die Freundlichkeit der Verfasser eine Abhandlung von Goldschmidt und Popoff (07), in welcher folgende Darstellung von der Entstehung der Mitochondrien aus einer demnächst erscheinenden Arbeit von Popoff im voraus mitgeteilt wird.

„Schon in den ersten Entwicklungsstadien der Ovocyten von Paludina, noch im Stadium des leptotenen Kerns (dünner Knäuel), ist zu bemerken, dass dicht der Kernmembran angeschmiegt chromatische Gebilde entstehen. Die intensive Ausbildung derselben beginnt aber erst während und nach dem Stadium, in welchem die Chromatinschleifen im Kern eine heteropole Anordnung angenommen haben (Bouquettstadium des pachytenen Kerns). An der Stelle der Kernmembran, an der die Chromatinschleifen sich ihr anlegen, sieht man eine dichte Ansammlung chromatisch gefärbter Körner und Stäbchen. Die Anschmiegung an die Membran ist eine so dichte, dass sie in den Berührungspunkten undeutlich und aufgelöst erscheint. Ihre höchste Ausbildung erlangen diese Gebilde erst in der zweiten Phase der Entwicklung, der Wachstumsphase. In dieser Phase tritt die interessante Erscheinung auf, dass die chromatisch färbbaren Körner und Stäbchen von der Kernmembran sich zu entfernen beginnen, um sich in dem Plasma zu verstreuen, wo sie allmählich verbraucht und aufgelöst werden; — noch bleibt aber der Zusammenhang mit dem Kern kenntlich durch eine vermittelnde Verbindungsbrücke. Während dieses Prozesses ist eine Neuentstehung von chromatisch sich färbenden Körnern und Stäbchen dicht an dem Kern nicht ausgeschlossen, ja dies ist sogar das normale Verhalten."

„Das erste Auftreten dieser Gebilde, der enge Zusammenhang mit dem Kern, die Chromaticität sprechen dafür, wie von Popoff (l. c.) näher ausgeführt wurde, dass sie vom Kern aus entstehen und ausgestossenes Chromatin darstellen, Chromidien, wie es für die bisher bekannten homologen Fälle (Dotterkern usw.) zuerst von Goldschmidt postuliert wurde, und wie es aus so ziemlich allen seitdem erschienenen ovogenetischen Arbeiten hervorgeht, wenn auch die Schlussfolgerungen der Autoren nicht immer mit ihren Beobachtungen im Einklang stehen. Aehnlich verhalten sich die Chromidien auch bei den männlichen Geschlechtszellen von Paludina, welche Meves (1900) eingehend unter dem Begriff von Bendas Mitochondria beschrieben hat, ohne aber über deren Ursprung sich zu äussern. Ganz übereinstimmend verhalten sich ferner die Ovocyten und Spermatocyten bei Helix pomatia."

Zu diesen Ausführungen möchte ich bemerken, zunächst, dass die Mitochondrien überhaupt nicht erst, wie Goldschmidt

und Popoff zu glauben scheinen, in den Spermatozyten bezw. Ovozyten auftreten, sondern bereits während der Vermehrungsperiode der Geschlechtszellen in diesen vorhanden sind. Ferner habe ich niemals konstatieren können, dass die Kernmembran an denjenigen Stellen, wo ihr Mitochondrien anliegen, aufgelöst erscheint. Die Anhäufung der Mitochondrien am Polfeld des Kerns hängt meines Erachtens damit zusammen, dass sie sich mit Vorliebe in der Umgebung der Centriolen bezw. der Centrotheka ansammeln, welche hier ihren Platz haben; man vergleiche hierzu die Schilderung, welche Benda (99) von der Verteilung der Mitochondrien in den Spermatogonien und Spermatozyten vieler Wirbeltiere und verschiedener Wirbelloser gegeben hat. Auch davon kann keine Rede sein, dass die Mitochondrien sich in derselben Weise wie Chromatin färben; das tun sie allerdings bei Anwendung der Eisenhämatoxylinmethode: aber dieses färbt eben alles und täuscht so, wie Benda (03, S. 750) sagt, die wunderbarsten Verwandtschaften der verschiedenartigsten Gewebsteile vor.

Ich muss demnach eine Herkunft der Mitochondrien aus dem Kern nach wie vor in Abrede stellen und kann es daher auch nicht billigen, wenn auf die Mitochondrien die Bezeichnung Chromidien angewandt wird; denn die Chromidien der Protozoen verhalten sich nach R. Hertwig (02) färberisch durchaus wie Chromatin und entwickeln sich unzweifelhaft aus diesem.

Nachschrift.

Während des Drucks der vorliegenden Arbeit erschien im Anatomischen Anzeiger (Bd. 29, 1906) eine kurze Mitteilung von L. Doncaster: „Spermatogenesis of the Hive Bee.“ Doncaster hat die erste Knospe in einigen seiner Präparate vergebens gesucht und neigt deshalb zu dem Glauben, dass sie nicht immer gebildet wird. Ich habe sie meinerseits niemals vermisst und kann mich daher der Ansicht Doncasters nicht anschliessen.

Eine zweite Differenz zwischen Doncaster und mir betrifft die Anzahl der Chromosomen, welche in den Spermatocyten auftritt. Doncaster sagt: „According to Meves, the nucleus of the primary spermatocyte breaks up into 16 chromosomes: I should prefer to say that there are 8 double chromosomes, or 8 pairs of chromosomes.“ Ich konstatiere demgegenüber nochmals, dass nicht 8 zweiteilige Chromosomen (Dyaden) oder

8 Paare von Tochterchromosomen vorhanden sind, sondern deren 16. Als (selbständige) Chromosomen zähle auch ich die Tochterelemente erst dann, „wenn sie vollkommen voneinander getrennt, auf ihre Tochterzellen verteilt sind.“

Eine weitere, unseren Gegenstand betreffende, vorläufige Mitteilung von E. L. Mark und Manton Copeland: „Some Stages in the Spermatogenesis of the Honey Bee“ (Contributions from the Zoölogical Laboratory of the Museum of comparative Zoölogy at Harvard College. No. 179. Proceed. of the Amer. Acad. of Arts and Scienc. vol. 42) ist bereits im Juni 1906 erschienen, mir aber erst Ende Mai 1907 bekannt geworden, wo ich sie durch die Freundlichkeit der Verfasser zugeschickt erhielt.

Nach der Darstellung von Mark und Copeland findet im Beginn der Spermatocytenteilung eine Teilung des „Centrosoms“ statt, welches in Kontakt mit der „Zellmembran“ gelegen ist; die beiden Tochtercentrosomen rücken, an der Peripherie der Zelle entlang, auseinander und kommen schliesslich einander gegenüber zu liegen. Dabei üben sie einen sichtbaren Einfluss auf die Form der Zelle aus: die Zelle weist zwei mehr oder weniger deutliche Erhebungen auf, an deren Spitze je eines der beiden „Centrosomen“ gelegen ist; die eine Erhebung wird schliesslich in einen langen, schlanken, leicht zugespitzten, fingerförmigen Fortsatz ausgezogen. In diesen Fortsatz wandert der Spindelrestkörper[1]) (von Mark und Copeland als „interzonal body“ bezeichnet) hinein; er wird dann mit einer „kleinen, wenn auch möglicherweise wechselnden Menge von undifferenziertem Cytoplasma“ abgetrennt.

Ich muss hierzu bemerken, zunächst, dass die beiden „Hauptcentriolen“, welche im Beginn der ersten Knospung auseinanderrücken, von vornherein in der Zweizahl vorhanden sind. Von der Existenz von „Nebencentriolen“ haben Mark und Copeland anscheinend nichts wahrgenommen. Der von den amerikanischen Autoren beschriebene „fingerförmige“ Fortsatz ist, wie ihre Abbildungen zeigen, zweifellos mit dem hier in den

[1]) Die Bezeichnung „Spindelrestkörper“ rührt nach Mark und Copeland von Prowazek (1901) her; meines Wissens habe ich diesen Ausdruck zuerst 1897 in meinem Bericht über Zellteilung (Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 6, 1896, S. 353) angewandt.

Figuren 26—29 dargestellten identisch. Es beruht aber auf einem Irrtum, wenn Mark und Copeland ihn direkt zur ersten Knospe werden lassen. Er wird vielmehr, wie ich oben geschildert habe, zunächst rückgebildet; erst dann wird die Knospe vorgebuchtet. Der Spindelrestkörper gelangt in die Knospe hinein, ist aber in ihr nicht mehr erkennbar.

Zwischen erster und zweiter Knospung soll nach Mark und Copeland eine „gelegentliche Verdoppelung des Centrosoms“ stattfinden, was ich auf Grund meiner Erfahrungen in Abrede stellen muss.

Bei der zweiten Knospung, welche mit einer Kernteilung einhergeht, verlängert sich nach Mark und Copeland das eine Ende der Zelle, sobald die Tochterchromosomen an den Spindelpolen ankommen. Die eine Chromosomengruppe erscheint als eine tief gefärbte Masse an der Spitze eines zweiten fingerförmigen Fortsatzes. „The finger-like process . . . with the nuclear mass at its tip continues to elongate, and eventually its terminal part, containning the chromatin, is detached in the form of a very small cell, — much smaller, indeed, than the interzonal body previously set free. We have called this a cell, though it is difficult to determine how much, if any, undifferentiated cytoplasm is cut off with the nuclear matter.“

Diese Resultate weichen von den meinigen insofern ab, als ich erstens die zweite Knospe niemals kleiner als die erste oder gar als den Spindelrestkörper gefunden habe. Ferner zeigt ein Blick auf meine Figuren (z. B. Fig. 52—54), dass die Menge des Cytoplasmas, welches bei der zweiten Knospung mit abgeschnürt wird, keineswegs so gering oder so schwierig zu bestimmen ist, wie Mark und Copeland annehmen.

Was das Verhalten des Kerns während der beiden Knospungsprozesse anlangt, so steht die Beschreibung von Mark und Copeland mit derjenigen, welche ich hier und bereits in meiner vorläufigen Mitteilung (03) gegeben habe, in erfreulicher Übereinstimmung; die Anzahl der Chromosomen ist auch von den amerikanischen Autoren auf 16 bestimmt worden. — Bezweifeln möchte ich, dass bei der ersten Knospung die Spindelfasern sich, wie Mark und Copeland angeben, bis an die „Centrosomen“ heran verfolgen lassen.

Mark und Copeland äussern schliesslich Bedenken, ob es gerechtfertigt sei, die zuerst gebildete Knospe als eine rudimentäre Spermatocyte zu betrachten. Ich gebe mich der Hoffnung hin, derartige Zweifel durch die hier gegebene genaue Schilderung der Knospungsprozesse gehoben zu haben. Übrigens sagen Mark und Copeland selbst (S. 110), dass unter der Annahme, dass die Bildung der ersten Knospe mit einer Zellteilung nichts zu tun habe, die besonderen Veränderungen, welche das Chromatin vor und während der Ausstossung durchmacht, unerklärt bleiben würden. „On the other hand, the beginning metamorphosis of the small nucleated body (second bud) suggests that it is the equivalent of a spermatid rather than a spermatocyte of the first order, and this view is strongly supported by the statement of Meves that in Vespa germanica the cell division corresponding to this results in the production of two spermatids of equal size."

Literaturverzeichnis.

Allen, Ch. (1904): Chromosome Reduktion in Lilium canadense. Bot. Gaz., Vol. 37.

Derselbe (1905): Das Verhalten der Kernsubstanzen während der Synapsis in den Pollenmutterzellen von Lilium canadense. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42.

Altmann, R. (1894): Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Zweite, vermehrte Auflage. Leipzig.

Balbiani, E. G. (1876): Sur les phénomènes de la division cellulaire. C. R. Acad. des Sc.

Benda, C. (1899): Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Verh. d physiol. Ges. zu Berlin, Jahrg. 1898/99.

Derselbe (1901): Die Mitochondriafärbung und andere Methoden zur Untersuchung der Zellsubstanzen. Verh. d. anat. Ges., Bonn.

Derselbe (1903): Die Mitochondria. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 12, 1902, Wiesbaden 1903.

Berghs, J. (1904, 1): La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. I. Depuis le spirème jusqu'aux chromosomes mûrs, dans la microsporogénèse d'Allium fistulosum et de Lilium lancifolium (speciosum). La cellule, t. 21.

Derselbe (1904, 2): La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. II. Depuis la Sporogonie jusqu'au spirème définitif, dans la microsporogénèse de l'Allium fistulosum. La cellule, t. 21.

Derselbe (1905, 1): La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. III. La microsporogénèse de Convallaria maialis. La cellule, t. 22.

Derselbe (1905, 2): La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. IV. La microsporogénèse de Drosera rotundifolia, Narthecium ossifragum et Helleborus foetidus. La cellule, t. 22.

Bonnevie, Kristine (1905): Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von Enteroxenos östergreni. Anat. Anz., Bd. 26.

Dieselbe (1906): Untersuchungen über Keimzellen. I. Beobachtungen an den Keimzellen von Enteroxenos östergreni. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 41.

Born, G. (1893): Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43.

Bouin, P. (1905): Ergastoplasme, Pseudochromosomes et Mitochondria. A propos des formations ergastoplasmiques des cellules séminales chez Scolopendra cingulata. Arch. de Zool. expérimentale et générale, sér. 4, vol. 3.

Boveri, Th. (1887, 1): Über die Bedeutung der Richtungskörper. Sitzungsberichte d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. in München, Bd. 2, 1886.

Derselbe (1887, 2): Zellenstudien, Heft 1, Jena.

Derselbe (1888): Zellenstudien, Heft 2, Jena.

Derselbe (1890): Zellenstudien, Heft 3, Jena.

Derselbe (1892): Befruchtung. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 1, 1891, Wiesbaden 1892.

Derselbe (1901): Zellenstudien, Heft 4. Über die Natur der Centrosomen. Jena.

Derselbe (1904): Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.

Brauer, A. (1892): Über das Ei von Branchipus Grubii v. Dyb. von der Bildung bis zur Ablage. Anhang zu den Abhandlungen d. Kgl. Preuss. Akad. d. Wiss., Berlin 1892.

Derselbe (1893): Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 42.

Mc Clung, C. E. (1900): The Spermatocyte Divisions of the Acrididae. Kansas University Quarterly, vol. 9.

Derselbe (1902): The Spermatocyte Divisions of the Locustidae. The Kansas University Science Bulletin, vol. 1.

Depdolla, Ph. (1905): Untersuchungen über die Spermatogenese von Lumbricus terrestris. Zool. Anz., Bd. 28.

Dublin, L. J. (1905): The history of the Germ Cells in Pedicellina Americana. Ann. of the New York Acad. of Sciences, vol. 16.

Eisen, G. (1900): The Spermatogenesis of Batrachoseps. Journal of Morphology, vol. 17.

Farmer, J. B. und Moore, J. E. S. (1903): New Investigations into the Reduction Phenomena of Animals and Plants. Proceedings of the Royal Society of London, vol. 72, 1904.

Dieselben (1905): On the maiotic phase (Reduction Divisions) in Animals and Plants. Quart. Journ. of Micr. Science, vol. 48.

Fick, R. (1893): Über die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. 56.

Derselbe (1899): Über die Eireifung bei Amphibien. Verh. d. anat. Ges., Tübingen.

Derselbe (1905): Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduction und Vererbung. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., Suppl.

Flemming, W. (1882): Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Wiesbaden.

Derselbe (1887): Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. I. Die Kernteilung bei den Spermatocyten von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 29.

Derselbe (1891): Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. II. Teil. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 37.

Foot, Katharina und Stroebell E. C. (1905): Prophases and Metaphase of the first Maturation Spindle of Allolobophora foetida. The Americ. Journ. of Anat., vol. 4.

Fürst, E. (1898): Über Centrosomen bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 52.

Giglio-Tos, E. (1905): Della partenogenesi e della spermatogenesi nell'ape. Anat. Anz., Bd. 26.

Goldschmidt, R. (1904, 1): Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. (Vorläufige Mitteilung.) Biolog. Centralbl., Bd. 24.

Derselbe (1904, 2): Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. (Histologische Untersuchungen an Nematoden II.) Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 21.

Derselbe (1905): Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 21.

Derselbe und Popoff, M. (1907): Die Karyokinese der Protozoen und der Chromidialapparat der Protozoen- und Metazoenzelle. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 8.

Grégoire, V. (1904): La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. La cellule, t. 21.

Derselbe (1905): Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes (premier mémoire). Revue critique de la litérature. La cellule, t. 22.

Gross, J. (1904, 1): Ein Beitrag zur Spermatogenese der Hemipteren. Verh. d. Deutsch. Zool. Gesellsch., Tübingen.

Derselbe (1904, 2): Die Spermatogenese von Syromastes marginatus. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 20.

Derselbe (1906): Die Spermatogenese von Pyrrhocoris apterus L. Zool Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 23.

Häcker, V. (1892): Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 5.

Derselbe (1899): Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena.

Heidenhain, M. (1896): Noch einmal über die Darstellung der Zentralkörper durch Eisenhämatoxylin nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über die Hämatoxylinfarben. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, Bd. 13.

Henking, H. (1891): Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. II. Über Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwicklung bei Pyrrhocoris apterus L. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 51.

Hertwig, O. (1890): Vergleich der Ei- und Samenbildung bei den Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 36.

Derselbe (1906): Allgemeine Biologie. Zweite Auflage des Lehrbuchs „Die Zelle und die Gewebe". Jena.

Hertwig, R. (1902): Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenkunde.

Holmgren, Nils (1902): Über den Bau der Hoden und die Spermatogenese von Silpha carinata. Anat. Anz., Bd. 22.

Janssens, F. A. (1901): La spermatogénèse chez les Tritons. La cellule, t. 19.

Derselbe (1905): Evolution des Auxocytes mâles du Batrachoseps attenuatus. La cellule, t. 22.

Derselbe und Dumez, R. (1903): L'élément nucléinien pendant les cinèses de maturation des spermatocytes chez Batrachoseps attenuatus et Pletodon cinereus. La cellule, t. 20.

Koltzoff, N. (1903): Sur la réorganisation des corpuscules centraux. Compt. rend. des séances de la Réunion Biologique de Marseille.

Derselbe (1906): Studien über die Gestalt der Zelle. I. Untersuchungen über die Spermien der Decapoden als Einleitung in das Problem der Zellengestalt. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 67.

Korschelt, E. (1895): Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophyotrocha puerilis. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 60.

Lerat, P. (1902): La première cinèse de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du Cyclops strenuus. Anat. Anz., Bd. 21.

Derselbe (1905): Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du Cyclops strenuus. La cellule, t. 23.

Leuckart, R. (1858): Zur Kenntnis des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insekten. Frankfurt a. M.

Marcus, H. (1906): Ei- und Samenreife bei Ascaris canis (Werner) (Ascaris mystax). Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd 68.

Maréchal, J. (1904): Über die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies. Anat. Anz., Bd. 25.

Mark, E. L. (1881): Maturation, Fecundation, and Segmentation of Limax campestris, Binney. Bulletin of the Museum of comparative Zoology at Harvard College, vol. 6.

Meves, Fr. (1896): Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 48, 1897.

Derselbe (1897): Über Zentralkörper in männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen. Anat. Anz., Bd. 14.

Derselbe (1900): Über den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 56.

Derselbe (1902, 1): Über die Frage, ob die Cetrosomen Boveris als allgemeine und dauernde Zellorgane aufzufassen sind. Verh. d. anat. Ges., Halle a. S.

Derselbe (1902, 2): Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung, nach Beobachtungen an Paludina und Pygaera. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 61, 1903.

Derselbe (1903): Über „Richtungskörperbildung" im Hoden von Hymenopteren. Anat. Anz., Bd. 24, 1903—1904.

Miyake, K. (1905): Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42.

Montgomery, Thos. H. jr. (1900): The Spermatogenesis of Peripatus (Peripatopsis) balfouri up to the Formation of the Spermatid. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 14.

Derselbe (1901): A Study of the Chromosomes of the Germ Cells of Metazoa. Transactions of the Americ. Philos. Soc., vol. 20.

Derselbe (1903): The Heterotypic Maturation Mitosis in Amphibia and its general significance. Biolog. Bull., vol. 4.

Derselbe (1904): Some observations and considerations upon the Maturation Phenomena of the Germ Cells. Biolog. Bull., vol. 6.

Derselbe (1905): The Spermatogenesis of Syrbula and Lycosa, with General Considerations upon Chromosome Reduction and the Heterochromosomes. Proc. of the Acad. of Nat. Sc. of Philadelphia.

Moore, J. E. S. (1895): On the Structural Changes in the Reproductive Cells during the Spermatogenesis of Elasmobranchs. Quart. Journ. of Microsc. Science, vol. 38.

Derselbe und Miss A. L. Embleton (1906): On the Synapsis in Amphibia. Proc. of the Royal Soc. of London, vol. 77.

Derselbe und C. E. Walker (1906): The Maiotic Process in Mammalia. Thompson-Yates Reports und First Report on the Cytological Investigation of Cancer, published for the Liverpool Cancer Research Committee.

Overton, J. B. (1905): Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42.

Petrunkewitsch, A. (1901): Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 14, 1901.

Derselbe (1903): Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei. Ein Beitrag zur Kenntnis der natürlichen Parthenogenese. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 17, 1903.

Pfitzner, W. (1881): Über den feineren Bau der bei der Zellteilung auftretenden fadenförmigen Differenzierung des Zellkerns. Morphol. Jahrb., Bd. 7.

Platner, G. (1889): Über die Bedeutung der Richtungskörperchen. Biolog. Centralbl., Bd. 8.

Prowazek, S. (1902): Ein Beitrag zur Krebsspermatogenese. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 71.

vom Rath, O. (1892): Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris Latr. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 40.

Derselbe (1893): Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von Salamandra maculosa. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 57.

Rosenberg, O. (1904, 1): Über die Reduktionsteilung in Drosera. Meddelande från Stockholms Högskolas Botaniska Institutet.

Derselbe (1904, 2): Über die Tetradenbildung eines Drosera-Bastardes. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 22.

Derselbe (1905): Zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen. Botaniska Notiser för år 1905, Häftet 1 a.

Roux, W. (1883): Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren, Leipzig. S. auch Gesammelte Abhandlungen.

Rückert, J. (1892): Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz., Jahrg. 7.

Derselbe (1894): Zur Eireifung bei Copepoden. Anat. Hefte, I. Abt.

Derselbe (1894): Die Chromatinreduktion bei der Reifung der Sexualzellen. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 3, 1893.

Schoenfeld, H. (1901): La Spermatogénèse chez le taureau et chez les mammifères en général. Arch. de Biologie, t. 18.

Schreiner, A. und K. E. (1904): Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Ein Beitrag zur Frage nach der Chromatinreduktion, Anat. Anz., Bd. 24.

Dieselben (1905, 1): Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa (L.). I. Vermehrungsperiode, Reifungsperiode und Reifungsteilungen. Arch. de Biologie, t. 21, 1904.

Dieselben (1905, 2): Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa (L.). II. Die Centriolen und ihre Vermehrungsweise. Arch. de Biologie, t. 21, 1904.

Dieselben (1906, 1): Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. I. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Tomopteris onisciformis, Eschscholtz. Arch. de Biologie, t. 22, 1906.

Dieselben (1906, 2): Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. II. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa (Laur.), Spinax niger (Bonap.) und Myxine glutinosa (L.). Arch. de Biologie, t. 22, 1905.

Dieselben (1906, 3): Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. III. Die Reifung der Geschlechtszellen von Ophyotrocha puerilis Clprd.-Mecz. Anat. Anz., Bd. 29.

Stevens, N. M. (1903): On the ovogenesis and spermatogenesis of Sagitta bipunctata. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 18.

Dieselbe (1905): Further Studies on the ovogenesis of Sagitta. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 21.

Dieselbe (1906): Studies on the Germ Cells of Aphids. Carnegie Institution of Washington, Publication Nr. 51.

Strasburger, E. (1904): Über Reduktionsteilung. Sitzgsber. d. Kgl. Preuss. Akad. d. Wiss., Bd. 18.

Derselbe (1905): Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. 42.

Sutton, W. S. (1902): On the Morphology of the Chromosome Group in Brachystola magna. Biol. Bull., vol. 4.
Tretjakoff, D. (1904, 1): Die Bildung der Richtungskörperchen in den Eiern von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 65.
Derselbe (1904, 2): Die Spermatogenese bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 65.
Voinov, D. N. (1903): La spermatogénèse d'été chez le Cybister Roeselii. Arch. de Zool. expériment. et génèrale, vol. 1.
Weismann, A. (1887): Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena.
Derselbe (1891): Amphimixis oder die Vermischung der Individuen.
v. Winiwarter, H. (1900): Recherches sur l'Ovogenèse et l'Organogenèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme). Arch. de Biologie, t. 17, 1900.
Zweiger, H. (1906): Die Spermatogenese von Forficula auricularia L. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 42.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXII—XXVI.

Männliche Geschlechtszellen von Apis mellifica. Fig. 1—4 sind mit Zeiss Apochromat 2 mm (Apertur 1,30) und Komp.-Ok. 4, die sämtlichen übrigen Figuren (Fig. 5—131) mit Zeiss' Aprochromat 2 mm (Apertur 1,30 bezw. 1,40) und Komp.-Ok. 18 unter Benutzung des Abbeschen Zeichenapparates bei Projektion auf Objekttischhöhe entworfen.

Tafel XXII und XXIII.

Fixierung mit Hermannschem Gemisch (1%iges Platinchlorid 15 ccm, 2%ige Osmiumsäure 2 ccm, Eisessig 1 ccm), welches mit dem gleichen Quantum destillierten Wassers verdünnt war.

Fig. 1. Stück eines Längsschnitts,

Fig. 2. Querschnitt durch einen Hodenschlauch. Die Cysten enthalten Spermatogonien.

Fig. 3. 2 Cysten aus einem Längsschnitt durch einen Hodenschlauch. Zellen im Beginn der Wachstumsperiode.

Fig. 4. Querschnitt durch einen Hodenschlauch. Zellen am Ende der Wachstumsperiode.

Fig. 5 und 6. Follikelzellen in Mitose; Fig. 5 Seitenansicht, Fig. 6 Polansicht eines Muttersternstadiums.

Fig. 7. Ruhende Spermatogonie.

Fig. 8—13. Verschiedene Teilungsstadien von Spermatogonien.

Fig. 14—21. Wachstumsperiode.

Fig. 22—41. Erste Reifungsteilung.

Fig. 42—58. Zweite Reifungsteilung. Zu Fig. 50 b s. Text S. 434.

Fig. 59. S. Text S. 427.

Tafel XXIV.

Fixierung mit starkem Flemmingschen Gemisch (1%ige Chromsäure 15 ccm, 2%ige Osmiumsäure 2 ccm, Eisessig 1 ccm), welches mit dem gleichen Quantum destillierten Wassers verdünnt war. Färbung mit Eisenhämatoxylin.

Fig. 60. Ruhende Spermatocyte.
Fig. 61—71. Erste Reifungsteilung.
Fig. 72—80. Zweite Reifungsteilung.

Tafel XXV.

Fixierung mit starkem Flemmingschen Gemisch (1%ige Chromsäure 15 ccm, 2%ige Osmiumsäure 4 ccm, Eisessig 3 Tropfen). Weiterbehandlung und Färbung nach der Bendaschen Methode von 1901 zur Darstellung der Mitochondrien.

Fig. 81. Spermatogonie.
Fig. 82—85. Auxocyten.
Fig. 86—98. Erste Reifungsteilung.
Fig. 99—112. Zweite Reifungsteilung.

Tafel XXVI.

Fixierung mit starkem Flemmingschen Gemisch (1%ige Chromsäure 15 ccm, 2%ige Osmiumsäure 2 ccm, Eisessig 1 ccm), welches mit dem gleichen Quantum destillierten Wassers verdünnt war. Färbung mit Eisenhämatoxylin. Mitochondrienfärbung.

Fig. 113. Spermatocyte vor Beginn der ersten Reifungsteilung.
Fig. 114—123. Erste Reifungsteilung.
Fig. 124—136 Zweite Reifungsteilung.
Fig. 137—139. Drei Stadien aus dem Beginn der Spermiohistogenese.

Aus dem anatomischen Institut und der gynäkologischen Klinik der Universität Freiburg i. Br.

Über ein junges menschliches Ei in situ.

Von

Dr. **L. Frassi**, Parma.

Mit Tafel XXVII und XXVIII und 4 Textfiguren.

Der Güte des Herrn Prof. Krönig verdanke ich ein ausserordentlich seltenes Präparat, einen durch vaginale Extirpation gewonnenen Uterus, in dem sich ein Ei von weniger als 10 Tagen befand.

Ich erhielt den Uterus in mehrere Stücke zerlegt und in Celloïdin eingebettet. Das Ei war bei der Zerlegung des Präparates tangential angeschnitten worden.

Über die Krankengeschichte erhielt ich durch Herrn Prof. Krönig folgende Angaben:

F. Emma. Glasbläsersfrau 40 Jahre. Anamnese: Erblich nicht belastet. Mit dem 16. Jahr regelmässig in vierwöchentlichen Intervallen menstruiert. In 20 jähriger Ehe 11 spontane Entbindungen, letzte vor $2^1/_2$ Jahren. Wochenbetten verliefen fieberfrei.

In den letzten Jahren zunehmende allgemeine Schwäche und Mattigkeit besonders im Anschluss an die letzten 3 Geburten; dazu ungünstige Ernährungsverhältnisse; neben Sorge für den Haushalt anstrengende Beschäftigung mit Hausarbeit bis in die Nacht hinein.

In den letzten Jahren ist die Periode wesentlich verstärkt, dauert oft bis zu 8 Tagen. Hochgradige Schwächung durch die in 2—3 wöchentlichen sich wiederholenden Blutungen. Rasch zunehmende Blässe, in den letzten Monaten auffällige Abmagerung.

Letzte Periode angeblich vor 2 Wochen. Status: Blasse Frau mit eingefallenen Gesichtszügen, dabei leidlicher allgemeiner Ernährungszustand.

Lungen und Herz normal, Urin frei. Abdomen nicht druckempfindlich, Brüste fettarm, schlaff. Scheide weit, Schleimhaut von blasser Farbe; geringer Descensus der vorderen Scheidenwand.

Uterus retrovertiert, beweglich, fast gänseeigross, von etwas weicher Konsistenz. Adnexa intact. Klin. Diagnose: Metritis cum menorrhagiis. Anaemia et Neurasthenia.

20. Mai 1903. Exstirpatio uteri totalis cum ovario sinistro per vaginam.

21. Juni 1903. Nach fieberfreiem Verlauf bei bestem Wohlbefinden entlassen.

Befund: Im Scheidengewölbe quere, glatt verheilte Nahtstelle. Zu beiden Seiten der gut beweglichen Scheidennarbe weiches Beckenbindegewebe.

Patientin macht nachträglich auf eingehendes Befragen die Angabe, dass die Periode 6 Wochen vor der Operation zum letzten Male aufgetreten sei, also einmal ausgesetzt habe. Sie habe diesen Umstand seiner Zeit absichtlich verschwiegen, aus Angst, es könne sonst von der Operation Abstand genommen werden.

Der ganze extirpierte Uterus war sofort in 5% erwärmte Formalinlösung gebracht worden, blieb dort 48 Stunden, wurde dann 12 Stunden gewässert und in Alkohol von ansteigender Konzentration gebracht. Der Uterusteil, welcher das Ei enthielt, wurde von mir noch einmal in Celloïdin gebracht und nach sorgfältigster Einbettung auf dem grossen Jungschen Tauchmikrotom der Freiburger Augenklinik unter Beihilfe von Herrn Privatdocenten Dr. Stock in eine lückenlose Schnittserie von 15 μ dicken Schnitten zerlegt. Diese Schnittserie, deren Schnitte ich nach verschiedenen Methoden gefärbt hatte, wurde im Anatomischen Institut unter Leitung von Herrn Professor Keibel von mir studiert und auch mehrere Modelle nach der Bornschen Wachsplattenmethode angefertigt: so ein Modell des Embryonalgebildes und ein Modell von einem Teile des intervillösen Raumes und der angrenzenden Decidua, um das Verhalten der Drüsen der Decidua zum intervillösen Raum klarzulegen. Meine Absicht war, eine ganz genaue Beschreibung des Präparates zu geben und meine Befunde mit all den Angaben zu vergleichen, welche in der Literatur über so junge und jüngere menschliche Eier niedergelegt sind. Leider wurde ich, bevor ich diese Arbeit abschliessen konnte, abberufen und meine Absicht, die Arbeit wieder aufzunehmen, wurde mir für absehbare Zeit durch eine schwere Erkrankung unmöglich gemacht. Unter diesen Umständen

entschloss ich mich die wichtigsten, der von mir an dem interessanten Objekt gefundenen Tatsachen hier kurz mitzuteilen und durch einige Abbildungen zu erläutern.

Wir werden am schnellsten uns über die allgemeinen Verhältnisse des ganzen Eies und der Decidua, sowie über den Keim, den Dottersack und das Amnion orientieren, wenn ich zunächst einen Schnitt beschreibe, welcher das Ei in seiner grössten Ausdehnung und in ihm den Keim mit Amnion und Dottersack getroffen hat. Ein solcher Schnitt ist in Taf. XXVII, Fig. 1 bei 15facher Vergrösserung abgebildet.

In dem grossen Binnenraum des Eies in dem sich Gerinsel, aber nur vereinzelte Zellen und kein Gewebe findet, erkennen wir der basalen Seite des Eies zugekehrt, den Durchschnitt des Keimes mit Amnion und Dottersack. Der Schnitt hat das Embryonalgebilde nicht genau quer, sondern etwas schräg getroffen. Es ist der Schnitt wiedergegeben worden, welcher die, der Amnionhöhle zugekehrte Öffnung des Canalis neurentericus getroffen hat, ob dieser Canal durchgängig war, liess sich leider nicht feststellen, da der cranial anschliessende Schnitt verletzt war. Die weiter caudal gelegenen Schnitte zeigen die deutlichen Bilder des Primitivstreifengebietes, wie es von Säugern zur Genüge bekannt ist, auch die Anlage der Kloakenmembran ist bereits nachzuweisen. Die weiter cranial gelegenen Schnitte durch das Embryonalgebilde lassen eine ganz flache von noch undeutlichen Medullarwülsten begrenzte Medullarrinne erkennen. Die Amnionhöhle ist noch sehr eng, das Amnion besteht aus einer doppelten Zellschicht, nach innen dem Embryo zugekehrt liegt eine einfache Reihe flacher Ektodermzellen nach aussen davon ebenso einschichtig, parietaler Mesoblast. Der Dottersack ist relativ gross, in seiner mesodermalen Schicht haben wir frühe Blut- und Blutgefässanlagen. An seinem dem Embryo gegenüber gelegenen Pol ist eine Hervorragung bemerkbar, in der abgesehen von Blutgefäss- und Blutanlagen eine kleine mit Epithel ausgekleidete Cyste bemerkenswert ist. Die Bildung am Gegenpole des Dottersackes ist zweifellos ähnlichen Bildungen zu vergleichen, wie sie Selenka[1]) bei jungen Affenkeimen beschrieben und abgebildet hat.

---

[1]) Selenka, E. Menschenaffen. III. Lieferung, Wiesbaden 1900, III. Kap. Entwicklung des Gibbon. Fig. 22, 23 und 24c.

Wenden wir uns jetzt vom Embryonalgebilde, auf das ich noch als Ganzes zurückkomme, zum Chorion, so ist dieses rings um mit Zotten bedeckt. Diese Zotten sind besonders seitlich stark entwickelt, weniger an der basalen Fläche, am wenigsten an der dem Uteruslumen zugekehrten Seite. Das Chorion besteht aus einer mesodermalen Grundlage, von der Fortsätze in die Zotten hinein zu verfolgen sind. Anlagen von Blutgefässen sind in dem Mesoderm des Chorions nur in der Nähe der Insertion des Bauchstieles mit Sicherheit nachzuweisen, in den mesodermalen Kernen der Zotten konnte ich sie nicht erkennen. Chorion und Zotten werden von den bekannten zwei Lagen, den Langerhansschen Zellen und dem Chorion syncytium bekleidet.

Das Ei ist rings von mütterlichem Gewebe umschlossen. Irgend eine Spur einer Öffnung ist an der Eikapsel nicht zu erkennen, ebensowenig die Stelle eines etwaigen Verschlusses, eine Narbe. Die Decidua capsularis (Reflexa) ist dünn, sie ist nur sehr wenig gegen das Uteruslumen vorgewölbt, nur gegen ihren Rand hin, dort wo sie in Decidua übergeht, welche die Seitenteile des Eies bekleidet, finden sich Drüsenreste und Gefässe. Zu beiden Seiten des Eies ziehen zahlreiche Drüsen, auf deren Beziehungen zur Eikapsel wir noch zurückkommen werden. In der Decidua basalis liegen viele, zum grossen Teil stark erweiterte und zum Teil mit Blut prall ausgefüllte Drüsen. Das Epithel dieser Drüsen ist in dem dem Ei näher liegenden Bezirke mehr oder weniger zerfallen und im Zerfall begriffen. Sehr auffallend ist, dass es mir unmöglich war, Blut im eigentlichen intervillösen Raum nachzuweisen, trotzdem ich einzelne Gefässe bis zu ihrer Mündung in ihn verfolgen konnte.

Von den Maßen des Embryonalgebildes und des Eies können wir folgendes angeben:

1. Länge des Keimschildes 1,17 mm.
2. Breite des Keimschildes 0,6 mm.
3. Länge des Primitivstreifens 0,5 mm.
4. Durchmesser des Dottersackes:
   a) grösster 1,9 mm
   b) kleinster 0,9 mm.

(1.–4.: Am Modell gemessen.)

5. Durchmesser des Hohlraumes des Eies:
   a) Paralell zur Oberfläche des Uteruslumens in der Schnittrichtung 9,4 mm.

b) Senkrecht zu dieser Oberfläche in der Mitte des Eies 3,2 mm.

6. Die Durchmesser der Eikapsel:

a) (wie 5a gemessen) 13 mm

b) (wie 5b gemessen) 5 mm.

7. Die Länge der Zotten schwankt zwischen 0,5 und 1,9 mm.

Das Embryonalgebilde steht in seiner Entwicklung zwischen dem des Embryonalgebildes des Eies von Herff, das Graf Spee 1896 beschrieb, und dem des gleichfalls von Spee beschriebenen Eies Gl., und zwar steht es dem des Eies Gl. viel näher und dürfte nur wenig jünger sein, als dieses. Der Embryonalschild zeigt, wie schon erwähnt, die ersten Andeutungen von Medullarwülsten und einer Medullarrinne, am caudalen Ende der Medullarrinne einen Canalis neurentericus, von dem sich nicht nachweisen lässt, ob er durchgängig ist und am anderen Ende des Primitivstreifens die Anlage einer Kloakenmembran. Die Primitivstreifenregion ist gegen den vorderen Teil des Embryonalschildes noch nicht abgeknickt, wie beim Speeschen Embryo Gl.

Das Embryonalgebilde ist durch einen kurzen Bauchstiel an das Chorion angeheftet. In den Bauchstiel lässt sich ein Allantoisgang verfolgen. Ein Amniongang, bezw. ein Amnionstrang, wie ihn das von Beneke[1]) beschriebene Embryonalgebilde zeigte und wie ihn Selenka in Resten bei Affenkeimen beschrieb.[2]) war nicht vorhanden.

Über den Hohlraum des Eies und die Zotten braucht dem Gesagten nichts hinzugefügt zu werden. Betont sei noch einmal, dass im eigentlichen intervillösen Raume kein Blut nachzuweisen ist, nur ganz peripher in der Eikapsel kann man hier und da (vergl. Taf. XXVIII, Fig. 1) einzelne rote Blutkörperchen finden.

Bei diesem jungen Stadium möchte man geneigt sein, darin ein primäres Verhalten zu sehen, denn es ist immerhin ja nicht ganz leicht sich vorzustellen, dass das Blut etwa durch Druck, der bei der vaginalen Extirpation auf den Uterus notwendig ausgeübt werden musste, und durch die sich dabei und bei der Überführung in Formol gewiss kräftig einsetzenden Kontraktionen

[1]) Beneke. Sehr junges menschliches Ei. Monatsschrift für Geburtshilfe u. Gynaecologie, Bd. 19.

[2]) Selenka, E. Zur vergleichenden Keimesgeschichte der Primaten. Menschenaffen. 5. Lieferung, Wiesbaden 1903, Fig. 9.

der Uterusmuskulatur so vollständig aus den intervillösen Räumen entfernt wurde, während es sich in den Arterien und Venen des Uterus sonst, wenn auch nicht eben reichlich, nachweisen lässt. Es mag aber bedacht werden, dass auch bei einem viel älteren Ei, bei einem Fall von Verblutung gegen Ende der Schwangerschaft, Hofmeier[1]) einmal das Blut im intervillösen Raume vermisste. Es handelt sich hier um eine Zeit, wo man an dem normalen Vorkommen von Blut im intervillösen Raum kaum wird zweifeln können. Ganz so sicher ist man in unserem Falle ja nicht, denn erscheint auch der Blutgehalt der intervillösen Räume in den späteren Stadien als sicher, so gilt das gleiche doch nicht für die ganz jungen Stadien, trotz der Beobachtungen von Peters[2]) und jüngst von Leopold[3]), weil es sich in beiden Fällen um Vergiftungen handelt, in deren Verlauf es, wie die Abbildungen zeigen, zu einer gewaltigen Hyperaemie der Uterusschleimhaut gekommen war. Bei Leopold handelt es sich ausserdem zweifellos um ein ganz anormales Ei. — Wie soll man aber das Fehlen des Blutes in dem intervillösen Raum damit vereinigen, dass man einzelne Gefässe bis zur Einmündung in ihn verfolgen kann? Ein solches Gefäss sieht man zum Beispiel an der linken Seite der Übersichtsfigur (Taf. XXVII, Fig. 1, V.) einmünden. Man kann sich den Befund vielleicht so zurecht legen, dass durch die Arterien der Nachschub von Blut vollkommen aufhörte, während der Abfluss längere Zeit möglich blieb. Mir will diese Erklärung als wahrscheinlich erscheinen. Es würde dann der Mangel an Blut in den intervillösen Räumen, nicht wie es auf den ersten Blick scheint für das normale Fehlen des Blutes in den intervillösen Räumen, sondern ganz im Gegenteil für einen geregelten Kreislauf in den intervillösen Räumen sprechen: denn wäre ein solcher in diesem Stadium nicht vorhanden, so wäre der gänzliche Mangel von Blut in den intervillösen Räumen, ein so vollkommenes Ausbluten derselben nicht zu verstehen. Wie sich mit dieser Anschauung das Vorkommen von Blut in den in der Decidua basalis befindlichen Drüsen gut vereinigen lässt, soll später noch erörtert werden.

[1]) Hofmeier. Die menschliche Placenta. Wiesbaden 1890.

[2]) Peters. Über die Einbettung des menschlichen Eies usw. Leipzig u. Wien. 1899.

[3]) Leopold, G. Über ein sehr junges menschliches Ei in situ. Arbeiten aus der Kgl. Frauenklinik in Dresden, Bd. IV, 1906.

An der Deciduakapsel des Eies unterscheiden wir die Decidua basalis, unter dem Ei gelegen; die Randdecidua, rings um das Ei gelegen und die Decidua capsularis, welche die Eikapsel gegen das Uteruslumen abgrenzt. Die Randdecidua ist bei tief eingebetteten Eiern verhältnismässig stark entwickelt, später tritt sie immer mehr zurück und erscheint nur als Übergangsgebiet zwischen Decidua basalis und Decidua capsularis. Auch in ihren Besonderheiten beansprucht sie in unserem Stadium eine gewisse Selbständigkeit und eine gesonderte Besprechung.

Wir beginnen mit der Decidua basalis. Die Decidua basalis besteht bei dem von mir untersuchten Ei aus einer tieferen Schicht und einer oberflächlichen, der Eikapsel zugekehrten Schicht. Die tiefere Schicht ist durch viele erweiterte Drüsen, deren Enden bis zwischen die Muskulatur (siehe rechts in der Taf. XXVII, Fig. 1) zu verfolgen sind, ausgezeichnet, durch die vielen erweiterten Drüsen gewinnt sie einen spongiösen Charakter. Die oberflächliche, der Eikapsel zugekehrte Schicht ist kompakter, auch in ihr kann man Drüsen nachweisen, aber diese Drüsen sind im Zerfall und in der Auflösung begriffen und durch viele kompakt erscheinende Gewebsmassen getrennt, zwischen deren dicht gedrängten Zellen man reichliche Leukocyten nachweisen kann. An der Grenze gegen die kompakte Schicht erweitern sich die Drüsen ganz besonders und sind hier prall mit Blut gefüllt.

Das Epithel dieser durch Blut erfüllten und ausdehnten Drüsen ist in Degeneration begriffen, ja streckenweise schon vollkommen verschwunden. Wir erkennen diese Drüsen in der Übersichtsfigur Taf. XXVII, Fig. 1 (Dr. m. Bl.) und bei stärkerer Vergrösserung in der Fig. 2 der Taf. XXVIII. Man kann hier ausser einer mit Blut gefüllten Drüse und ihrem degenerierten Epithel auch das compakte Zwischengewebe mit den Vorläufern der Deciduazellen und den Leukocyten sehen; auch 4 kleine Arterien-Querschnitte sind zu erkennen. Bei der Übersichtsfigur (Taf. XXVII, Fig. 1) mache ich darauf aufmerksam, dass die grossen, mit Blut gefüllten Drüsen in den Randpartien der Decidua basalis liegen.

Wie man mütterliches und fötales Gewebe gegeneinander abgrenzen soll, ist vielfach mit Sicherheit nicht zu sagen, selbst wenn wir die Langerhanssche Zellschicht und das Syncytium,

vor allen Dingen den Bonnetschen[1]) Ausführungen folgend, als fötal betrachten. Ein gewisser Anhalt scheint mir durch die Leukocyten gegeben, die — ich werde später eine Begründung dafür zu geben suchen, — das Gebiet des mütterlichen Gewebes nicht überschreiten dürften. Taf. XXVIII, Fig. 1 bringt eine Stelle zur Darstellung, an der die Abgrenzung des mütterlichen gegen das fötale Gewebe Schwierigkeiten bereitet. Auf der linken Seite der Figur erkennt man im kompakten Gewebe ein arterielles Blutgefäss und eine in Auflösung begriffene Drüse in die Leukocyten einbrechen; hier finden sich auch im kompakten Gewebe sonst, die durch ihren frakturierten Kern auffallenden Leukocyten. In dem, dem kompakten Gewebe rechts von dem Spalt, in dem syncitiale Klumpen und ganz vereinzelte rote Blutkörperchen liegen, fehlen die Leukocyten, es dürfte als fötal anzusprechen und als Zellsäulen zu bezeichen sein.

Nun, bevor wir die Decidua basalis verlassen, noch etwas über die Zahl der in ihr gelegenen Drüsen. Schon eine flüchtige Betrachtung der Taf. XXVII, Fig. 1 lehrt uns, dass hier in der Decidua basalis mehr Drüsen vorhanden sind, als unter dem Ei, als es sich vielleicht 0,3—0,5 mm gross, oder doch wenig grösser, festsetzte, vorhanden sein konnten. Auch wenn wir eine recht kräftige Wucherung der von Anfang an unter dem Ei gelegenen Drüsen voraussetzen, kommen wir zu dieser Annahme. Es müssen demzufolge eine ganze Anzahl der Ausführungsgänge dieser Drüsen verloren gegangen sein, denn, wenn auch die Drüsenausführungsgänge rings um das Ei auseinander gedrängt sind, so können sie doch nicht zu den Drüsen gehört haben, welche in den zentralen Teilen der Decidua basalis liegen. Und hiermit komme ich auf die interessanteste Erscheinung, welche sich in der Randdecidua rings um das Ei abspielt, hier sehen wir mehrfach die Lumina der Drüsenausführungsgänge mit dem Raume der Eikammer in offener Verbindung (cf. Textfigur A.) Die Drüse hört aber an dieser Stelle nicht auf, sondern setzt sich weiter in der Richtung gegen die Uterushöhle hin fort. Das Lumen des Drüsenausführungsganges ist also von der Seite her eröffnet worden und so mit der Eikammer in Verbindung ge-

[1]) Bonnet. Über Syncytien, Plasmodien und Symplasma in der Placenta der Säugetiere u. d. Menschen. Monatsschrift f. Geburtsh. u. Gynäk. Bd. 18, 1903.

treten. Das ist eine Tatsache von ganz besonderer Bedeutung, mir ist nur eine vereinzelte Beobachtung von Hofmeier[1]) aus viel älterem Stadium[2]) bekannt, die man zum Vergleich heranziehen könnte. An unserem Objekt finden wir mehrfach solche Öffnungen und um nicht etwa Zweifel übrig zu lassen, wurden die Verhältnisse auch durch ein Modell vollkommen sicher gestellt. Auch die Deutung dieses Vorganges kann kaum zweifelhaft sein. Es handelt sich um Drüsen, welche von der Seite her

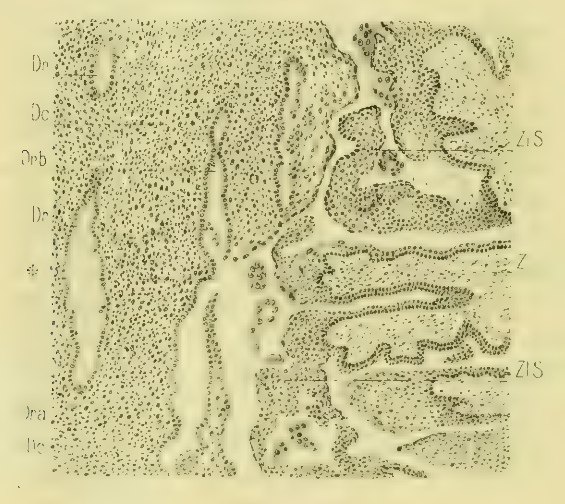


Fig. A.

Ein Stück vom Randteil der Decidua. Links Decidua mit Drüsen, von denen eine bei * mit dem intervillösen Raum in Verbindung steht. Dr. a. der dem Uteruslumen abgekehrte, Dr. b. der dem Uteruslumen zugekehrte Teil dieser Drüse. Rechts Chorionzotten und Zellsäulen. Dc. = Decidua. Dr. = Drüsen. Z. = Chorionzotten, Zl. S. = Zellsäulen. Vergr. 50 : 1.

durch das Ei, genauer durch die das Eisyncytiumzellen bildenden Trophoblastzellen angefressen sind. Das Ei verhält sich wie ein Parasit gegenüber der Uterusschleimhaut der Mutter. Dass kaum anderen Zellen, als den Syncytialzellen diese Rolle des Einfressens in das mütterliche Gewebe zugesprochen werden kann,

[1]) Hofmeier, M. Beiträge zur Anatomie u. Entwickl. der menschlichen Placenta. Zeitschrift für Geburtshilfe und Gynäkologie. Bd. 35, 1896, S. 16.

[2]) Der Embryo hatte eine Steiss-Nackenlinie von 24 mm.

erscheint mir einer der gewichtigsten Gründe dafür zu sein, dass man diesem Syncytium und dem mit ihnen zusammengehörigen syncytialen Überzug der Zotten und des Chorion fetalen Charakter zuschreiben muss. Und nun komme ich noch einmal auf die mit Blut gefüllten Drüsen im Bereiche der Decidua basalis zurück. Unter der Voraussetzung, dass ein intervillöser, geregelter Blutkreislauf, schon in diesem und früheren Stadien, wie in dem des Petersschen Eies besteht, würde sich der Blutgehalt der Drüsen in der Decidua basalis am besten dadurch erklären, dass in die so geöffneten Drüsen Blut eintritt und sie aufbläht. Geht später die Verbindung der blutgefüllten Drüsen mit dem Lumen der Eikammer verloren, dann ist das Blut in diesen Drüsenräumen vollkommen abgeschlossen. Vielleicht wird es in den Drüsen in besonderer Weise zu einer Embryotrophe umgewandelt, um, wenn das Ei bis zu diesen Drüsen vorgedrungen ist, dem Ei direkt als Nahrung zu dienen. Mit einer solchen Auffassung des Zustandekommens der blutgefüllten Drüsenräume würde auch der Befund stimmen, dass diese blutgefüllten Drüsen besonders in den Randpartien der Decidua basalis ausgebildet sind. Hier müsste die Blutfüllung der Drüsen aus den letzten Stadien der Entwicklung stammen und die Circulation dürfte in diesen späteren Stadien besser im Gange sein, als früher, der Druck unter dem das Blut in die Drüsen tritt, dementsprechend grösser, ausserdem aber kann von den mehr zentral gelegenen früher mit Blut gefüllten Drüsen, schon manche der Resorption anheimgefallen sein.

Wir kommen jetzt zur Besprechung der Decidua capsularis. Dort wo die Decidua capsularis mit der Randdecidua in Verbindung steht, finden wir mehrfach einen Zusammenhang der Eikammer mit ziemlich grossen, wohl venösen Gefässen (vergl. Taf. XXVII, Fig. 1, V.). Eine Strecke weit lässt sich das Uterusepithel auf die Decidua capsularis verfolgen, nicht ganz so weit finden wir in ihr Drüsenreste, dann besteht sie aus dicht gestellten Zellen und ist durchaus kompakt. Doch kann man auch in der Decidua capsularis deutlich zwei Schichten erkennen, wie das an den Textfiguren B, C und D deutlich genug hervortritt, die der Eikapsel zugekehrte Schicht scheint aus etwas anders gestalteten Zellen zu bestehen und Fibrin zu enthalten. Dies Fibrin tritt besonders an der Grenze beider Schichten manchmal recht deutlich in die Erscheinung (vergl. Textfigur C).

Ich darf dann nicht versäumen, eines ganz eigentümlichen Befundes Erwähnung zu tun, den ich im Bereiche der Decidua capsularis machte, die Textfiguren B, C und D sollen ihn darstellen.

Es findet sich in dem Raume zwischen der Decidua capsularis einerseits und dem Trophoblast und den Zotten andererseits eine eigentümliche langgestreckte Cyste, die an der einen Seite der Decidua capsularis mit der anderen Seite dem Trophoblast anliegt, ohne mit Decidua oder Trophoblast direkt in Verbindung

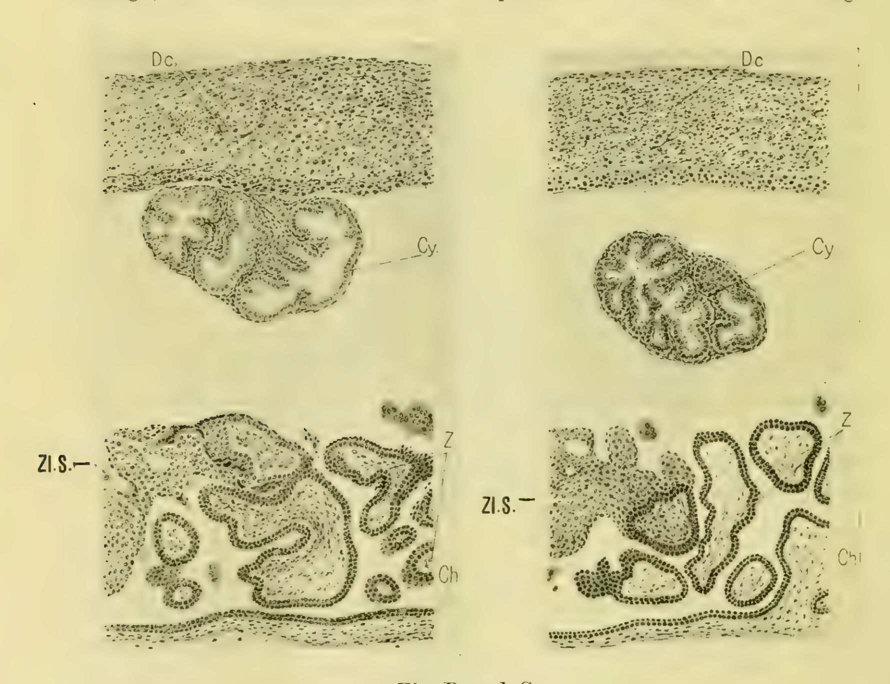


Fig. B und C.
Schnitte durch die Decidua capsularis (D. c.) den intervillösen Raum, Chorionzotten (Z.), Zellsäulen (Zl. S.) und Chorion (Ch.). Zwischen Decidua capsularis und Zellsäulen (Zl. S.), resp. Chorionzotten (Z.) eine kleine Cyste (Cy.). Vergr. 50 : 1.

zu stehen. Diese Cyste hat eine bindegewebige Wand und ist mit einem ziemlich hohen einschichtigen Epithel, wir können es als kubisch bis zylindrisch bezeichnen, ausgekleidet. Textfigur B stellt, wie schon gesagt, dieses Gebilde an dem Ende dar, an dem es der Decidua capsularis anliegt, den siebten Schnitt darauf stellt Textfig. C dar, hier liegt es mitten in dem Spaltraum

zwischen Decidua capsularis und Trophoblast, den sechzehnten Schnitt weiter zeigt Textfig. D. Jetzt berührt die Cyste den Trophoblast. Wie kann dieser eigentümliche Befund gedeutet werden? Es werden wohl zwei Möglichkeiten zu erwägen sein. Entweder ist das Gebilde aus einem Drüsenrest entstanden, der sich aus unbekannten Ursachen erhalten hat, oder aber es handelt sich um eine pathologische Bildung, eine kleine Cyste der Uterus-



Fig. D.

Schnitte durch die Decidua capsularis (D. c.) den intervillösen Raum, Chorionzotten (Z.), Zell säulen (Zl. S.) und Chorion (Ch.). Zwischen Decidua capsularis und Zelsläulen (Zl. S.), resp. Chorionzotten (Z.) eine kleine Cyste (Cy.). Vergr. 50 : 1.

schleimhaut, welche vielleicht gerade ihrem pathologischen Charakter, dem Umstand, dass die Bindegewebszellen in ihrer Umgebung verändert und verdichtet waren, es verdankt, dass sie sich dem Andringen des Trophoblast gegenüber erhalten hat. Auch diese pathologische Bildung könnte freilich aus einer Drüse hervorgegangen sein. Mag die eine oder die andere dieser Deutungen das Richtige treffen, jedenfalls ist diese so völlig

isolierte Bildung ein weiterer Beweis für das aktive auf Kosten des mütterlichen Gewebes eintretende Vordringen des Eies; diese kleine strangförmige Cyste, ist ursprünglich doch unzweifelhaft rings von mütterlichem Gewebe umgeben gewesen. Rein und sauber ist sie aus demselben herauspräpariert, alles mütterliche Gewebe in ihrer Umgebung ist dem als Parasit vordringenden Ei zum Opfer gefallen.

Dieses parasitäre Vordringen des Eies ist auch, worauf ich schon Seite 7 hindeutete, der Grund, dass ich das Vorhandensein von Leukocyten im Gewebe für die mütterliche Natur des Gewebes sprechen lasse und annehme, dass die Grenze der Leukocyten annähernd jedenfalls die Grenze zwischen mütterlichem und fötalem Gewebe bezeichnet. Die Leukocyten dürften sich dem Ei, wie einer vordringenden bösartigen Geschwulst gegenüber verhalten. Sie kommen von allen Seiten herbeigeeilt, am stärksten dürften sie sich an der Grenze des vordringenden Eies, der Grenze des fötalen Gewebes ansammeln, dass sie in das Gewebe des vordringenden Eies eindringen sollten, ist höchst unwahrscheinlich.

Zum Schlusse sage ich allen denen gern meinen Dank, welche mir bei dieser Arbeit hilfreich waren. In erster Linie danke ich Herrn Prof. Dr. Krönig, der mir das kostbare Präparat zur Bearbeitung anvertraut hat, dann Herrn Privatdozenten Dr. Stock, der mir beim Schneiden der Serie behilflich war, Herrn Geheimen Hofrat Prof. Dr. Robert Wiedersheim, der mir einen Platz in seinem Institut zur Verfügung stellte und schliesslich Herrn Prof. Dr. Keibel, unter dessen Leitung ich diese Arbeit gemacht habe.

Erklärung der Figuren auf Tafel XXVII u. XXVIII.

Abkürzungen:

Amn. = Amnion.
Art. = Arterie.
Bl. = Blut.
Blg. = Blutgefäss.
D. = Decidua.
D. c. = Decidua capsularis.
Dr. = Drüse.
Dr. m. Bl. = Drüse mit Blut gefüllt.
Dtts. = Dottersack.
Dtts. m. Blg. Anlg. = Dottersack mit Blutgefässanlagen.
gl. M. = glatte Muskelfasern der Uterusmuskulatur.
V. = Vene.
Z. = Zotte.
Zl. S. = Zellsäule.

Tafel XXVII.

Durchschnitt durch ein in die Uterusschleimhaut eingebettetes menschliches Ei. Vergr. 15 : 1.

Tafel XXVIII.

Fig. 1. Ein Stück vom Randteile der Decidua, darin eine kleine Arterie und eine in Zerfall begriffene Drüse, in die Leukocyten eindringen. In der Decidua Leukocyten mit fracturierten Kernen. Rechts Zellsäulen, Syncytiummassen und etwas Blut. Vergr. 100 : 1.

Fig. 2. Ein Stück der Decidua basalis am Übergange in die seitliche Decidua. Wir erkennen mehrere zum Teil in Zerfall begriffene Drüsenreste, einige sind prall mit Blut gefüllt. Das Epithel dieser Drüsen ist bereits teilweise verschwunden. Die Decidua enthält zahlreiche Leukocyten. Rechts oben in der Figur Zotten und Zellsäulen. Vergr. 50 : 1.

(Aus dem anatomischen Institut Freiburg i. Br.)

Beschreibung eines menschlichen Embryos von 4:9 mm.

Von

N. W. Ingalls, M. D.

Instructor in Anatomy, Western Reserve University, Cleveland, U. S. A.

Hierzu Tafel XXIX, XXX und XXXI und 28 Textfiguren.

Der operativ gewonnene Embryo G 31 des anatomisch-biologischen Institutes zu Berlin wurde Herrn Prof. Keibel von Herrn Geheimrat Prof. Dr. O. Hertwig für seine Normentafel zur Verfügung gestellt. Bei der Durcharbeitung des Embryo für diesen Zweck, erwies er sich als so vorzüglich konserviert, als zweifellos vollkommen normal und nach so vielen Richtungen interessant, dass eine ganz genaue rekonstruktive Bearbeitung geboten erschien. Diese Bearbeitung habe ich, auf Anregung von Herrn Prof. Keibel, im Laboratorium des Anatomischen Institutes zu Freiburg i. Br. durchgeführt und möchte hier, da sich doch die Veröffentlichung der Normentafel noch einige Zeit hinziehen wird, auch im Rahmen der Normentafel, die Abbildung und Beschreibung der Modelle nicht mit der wünschenswerten Ausführlichkeit gegeben werden kann, über die Ergebnisse meiner Arbeit berichten.

Der Embryo G 31 besass eine Scheitelsteisslänge von 4,7 mm, und eine Nackensteisslänge von 4,9 mm. Der grösste Durchmesser seines Dottersacks betrug 0,58 mm. Der Embryo, der in 10 μ dicke Schnitte zerlegt worden war, die eine Richtung senkrecht zur vorderen Extremität hatten, wurde im ganzen 50 mal vergrössert nach der Bornschen Methode rekonstruiert. Auch wurden Modelle des Kiemendarms, des Herzens mitsamt den dazu führenden Venen, des Sinus venosus, gewisser Teile des Wolffschen Körpers und der Leber und Pankreasanlagen teilweise bei stärkeren Vergrösserungen angefertigt, ferner graphische Rekonstruktionen der verschiedenen Organensysteme.

Äussere Form.

Der Embryo (Taf. XXIX, Fig. 1) G 31 würde sich, seiner äusseren Form nach, zwischen Fig. 6 und 7 der Hisschen Normentafel einreihen lassen und zwar steht er der letzten näher. Er ist aber bei weitem nicht so stark zusammengerollt. Am meisten ausgesprochen ist die Beckenbeuge, dann folgt die Nacken- und Scheitelbeuge. Der Kopf, der fast in Berührung mit der vorderen Bauchwand steht, ist ein wenig nach links gerichtet, auch ist sein Ende so gedreht, dass seine dem Herzen zugekehrte Fläche etwas nach links sieht. Der Schwanz dagegen biegt sich gleich unter den hinteren Extremitäten stark nach rechts über den Bauchstiel hinweg und legt sich unten und rechts an die von dem Herzen hervorgewölbten Körperwand an. Auch scheint er stark zugespitzt und ausgezogen, insbesondere im Vergleich mit dem von Gage (8) beschriebenen Embryo. Der Bauchstiel ist nicht sehr gross, er verlässt wie gewöhnlich den Körper nach rechts und etwas nach hinten gewendet und kommt unter den Schwanz zu liegen. Seine Lichtung, ein Teil des extraembryonalen Cöloms, ist sehr geräumig, wird aber von dem Stiel des Dottersacks fast ausgefüllt. Von den umschliessenden Wänden ist die kaudalwärts gerichtete am dicksten und enthält die hier sehr kleine, streckenweise äusserst fein und schwer verfolgbare Allantois mit den Aa. und Vv. umbilicales, welch letztere vielfach mit einander in Verbindung treten. Die von dem Herzen verursachte Hervorwölbung der vorderen Körperwand, scheint von dem heranwachsenden Kopf etwas nach links und unten gedrängt worden zu sein und liegt genau ventral von den vorderen Extremitäten, zwischen diesen und dem Kopfende. Links kann man die Stellen des darunterliegenden Ventrikels und des Vorhofes erkennen, rechts ist nichts zu sehen, vorn ist die Körperwand etwas vorgedrängt. Von den 35 Segmenten sind 24 äusserlich erkennbar, d. h. von dem letzten — in diesem Fall dem dritten — Occipitalsegment bis zum dritten Lumbalsegment. Am deutlichsten sind die Cervicalsegmente. Von den Extremitätenanlagen sind die vorderen die grösseren, sie sind dorsoventralwärts abgeplattet und etwas ventralwärts geneigt. Die linke vordere Extremität ist ein wenig länger und dicker und erstreckt sich ein wenig weiter kranialwärts. Die linke Anlage beginnt fast im Niveau des dritten Segmentes während die rechte

erst von der Mitte des vierten anfängt. Wäre dieser Embryo zur weiteren Ausbildung gekommen, so hätten wir demnach erwarten dürfen, dass die dem dritten und vierten Segmente resp. ihren Muskeln und ihrer Haut sich gesellenden Nerven, rechts und links sich verschieden verhalten würden. Die Anlagen der hinteren Extremitäten sind schmäler und kürzer, aber dicker wie die der vorderen, sie stellen kleine, abgerundete, mit breiter Basis dem Rumpf anheftende Auswüchse dar. Die Leber ist noch kaum äusserlich zu erkennen, die längliche zwischen Herzen und vorderen Extremitäten hervortretenden Wülste, sind mehr den zwischen ihnen und den ausgetriebenen Perikardialwänden gelegenen Furchen zuzuschreiben, kaudal, rechts insbesondere, sind sie mehr oder weniger von den Vv. umbilicales veranlasst, in ihren kranialen Teilen entsprechen sie ungefähr den Anheftungslinien des Septum transversum. Links sind diese Verhältnisse etwas gestört infolge des Verlaufes des nach rechts gerichteten Bauchstiels.

Die Kiemenregion zeigt auf beiden Seiten drei gut entwickelte Schlundbogen, der vierte dagegen stellt sich nur als ein kleines, dreieckiges, wenig erhabenes, am Grund einer hinter dem dritten Bogen gelegenen Vertiefung, befindliches Feld dar. Der erste Bogen, der grösste, schwillt nach Abgabe des Oberkieferfortsatzes etwas an, dieser Teil ist nach vorn gebogen aber ventral noch nicht vollständig mit dem der anderen Seite vereinigt. Der nach vorn gerichtete Oberkieferfortsatz ist durch eine seichte Rinne von der kleinen dem Auge entsprechenden Erhabenheit getrennt. Dorsal ist dieser erste Bogen noch weniger von dem durch das Ganglion des Trigeminus verursachten Wulst geschieden. Der zweite Bogen ist auch gross, er ist sehr regelmässig keilförmig dorsal etwas vorspringend und verliert sich ventral in die vor der Aorta gelegenen Körperwand. Dorsal von ihm an der Stelle des Ohrbläschens ist eine kleine Erhabenheit. Zwischen dem Mandibular und dem Hyoidbogen ist eine tiefe dorsal etwas erweiterte Rinne, an deren Grund das Ektoderm und Entoderm für eine gute Strecke eine dünne undurchbrochene Verschlussmembran bilden. Von einem Kiemendeckelfortsatz ist noch nichts zu sehen. Der dritte Bogen ist bedeutend kleiner, annähernd dreieckig und beginnt schon in die Tiefe zu sinken, wo er später in den Sinus praecervicales zu liegen kommt. Das Ektoderm und

Entoderm sind beinahe in der ganzen Ausdehnung der zweiten äusseren Kiementasche in Berührung. Der vierte Bogen stellt nur ein kleines, konvexes, dreieckiges Feld dar; in fast der ganzen Länge der ihn von dem dritten Bogen trennenden äusseren dritten Tasche kommt es zur Bildung einer Verschlussmembran. In der den Bogen kaudal begrenzenden, sehr seichten vierten Tasche, kommen links Ektoderm und Entoderm nicht aneinander zu liegen, sie sind einander am meisten, gegen das untere Ende der Tasche genähert. Auf der rechten Seite, aber nur für einige Schnitte, findet sich eine Berührung von Ektoderm und Entoderm, doch kommt es nicht zur Bildung einer richtigen Verschlussmembran, denn die zwei Epithelialschichten legen sich bloss aneinander, ohne irgend eine Verdünnung. Vom Gehirn ist nur



Fig. 1.

die Gegend des Mittelhirns äusserlich bemerkbar, sie ist durch eine breite seichte Vertiefung von den Augen- und Trigeminuswülsten geschieden.

Wie oben schon erwähnt ist die linke vordere Extremität deutlich grösser wie die rechte, auch sind die linken Kiemenbogen ein wenig grösser wie die rechten, aber von einer Assymetry wie sie Physalix (36) beschreibt, kann nicht die Rede sein.

Integument.

Abgesehen von den, durch verdicktes Epithel gebildeten, Linsenanlagen und dem Riechepithel und den über den verschiedenen Gehirnganglien gelegenen Verdickungen, die später

Berücksichtigung finden werden, sind die Verhältnisse des Integumentes sehr einfach. Über der dorsalen Fläche des Nervensystems (Fig. 1) ist es am dünnsten, es bildet hier eine sehr dünne einfache Schicht, deren Zellen im Querschnitt spindelförmig sind. Ähnlich sind die die vordere Körperwand (Fig. 2) überziehenden Zellen gestaltet. Diese Zellenverhältnisse könnten teilweise von der in diesen Bezirken erhöhten Spannung herrühren. Weiter entfernt von der Mittellinie, über den Urwirbeln, erfährt



Fig. 2. Fig. 3.

das Ektoderm eine rasche Veränderung. Die Zellen werden, hinsichtlich ihrer Oberfläche kleiner, zugleich aber entsprechend höher, sodass sie annähernd quadratisch im Querschnitte sind. Dieser Zustand geht allmählich in den der Kiemenbogen über. Hier werden die Zellen viel höher, die Kerne nehmen auch an Grösse zu und sind in zwei undeutlichen Schichten angeordnet. So sind besonders der dritte (Fig. 3) und vierte Kiemenbogen in ihren dorsalen Teilen bekleidet, während am zweiten der geschilderte Zustand des Epithels mehr auf die Nähe der Spalten beschränkt ist, lateralwärts wird das Epithel wieder dünner. Am ersten Bogen ist das Epithel wieder etwas dicker, besonders gegen

die Mundhöhle und steht in unmittelbarem Zusammenhang mit dem des Kiemendarms, der vorderen, ventralen Kopfgegend und mit dem Linsen- und Riechepithel. Die grössten Bogen haben hier den dünnsten Überzug. Das die Extremitäten überziehende Ektoderm ist auch verdickt (Fig. 4). Es ist beträchtlich dicker an deren volaren Flächen (Fig. 5) und besonders an den freien Kanten (Fig. 6), wo es aus zwei bis drei Schichten von Zellen besteht, von denen die oberflächlichen mehr abgeplattet sind. Eine epitheliale Verdickung der Kloakenmembran „anal plate" wie sie Gage (8) erwähnt hat und die in Zusammenhang mit

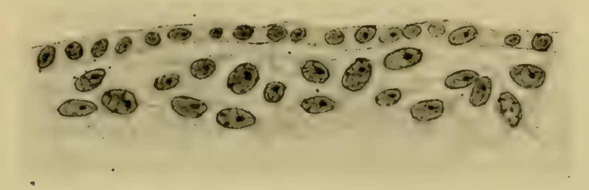


Fig. 4.

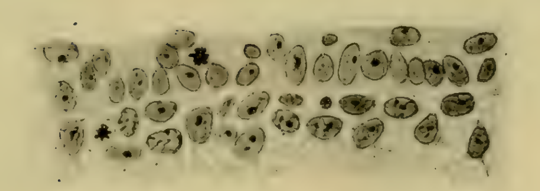


Fig. 5.

dem verdickten Epithel der hinteren Extremitäten steht, existiert hier nicht. Das die plantaren Flächen der hinteren Extremitäten überziehende etwas verdickte Epithel wird gegen die Mittellinie rasch dünner und wo es in Berührung mit dem Darmentoderm tritt (Fig. 7), wird es plötzlich sehr dünn und in der Mitte der Kloakenmembran ist es stellenweise kaum wahrzunehmen. Im allgemeinen scheint die epitheliale Bekleidung des Schwanzes etwas dicker wie sonst wo zu sein. Nirgendwo hängt das Ektoderm mit dem Nervensystem zusammen.

Mesoderm.

Die Anzahl der Mesodermsegmente beträgt 35 und ist folgenderweise zu verteilen. Es sind 3 Occipitalsegmente, 8 Cervi-

cale, 12 Thorakale, 5 Lumbale, 5 Sacrale und 2 Coccygeale ausgebildet. Diese Einteilung ist nach dem Verhalten der Spinalganglien zu den Segmenten gemacht. Eine Beschreibung der Segmente beginnt am besten mit den kaudalsten, d. h. den wenigst entwickelsten. Das zweite Coccygealsegment ist noch nicht vollständig von den kaudalwärts gelegenen Mesodermmasse getrennt, jedoch fangen seine Zellen an sich regelmässig zu ordnen. Das erste Coccygealesegment hat ein grosses, vollständig mit Sclerotom-

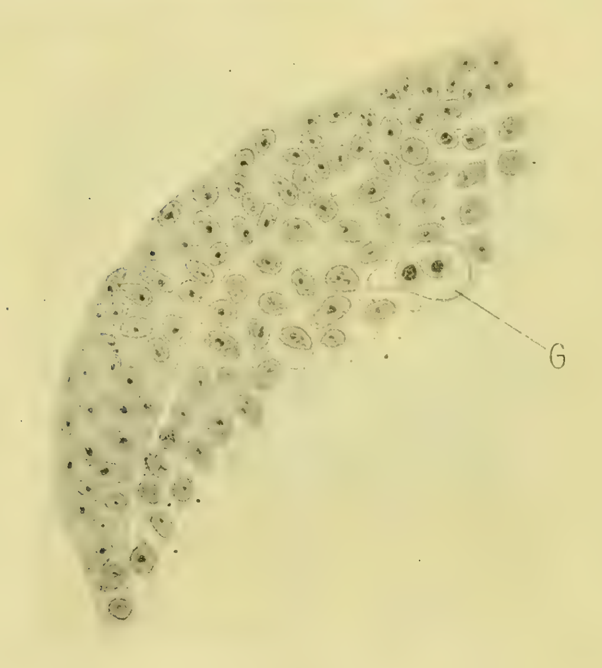


Fig. 6.

zellen ausgefülltes Myocöl, aber an einer Stelle seiner medialen Wand sind die Zellen anscheinend im Begriff auseinander zu weichen, um das Heraustreten des Sclerotoms zu ermöglichen. Auch das vierte Sacralsegment besitzt einen Urwirbelkern, bei dem fünften dagegen verlassen schon die Sclerotomzellen das Myocöl. Im Allgemeinen stellen die Segmente der Sacralgegend. grosse, dickwandige, im Querschnitt ungefähr dreieckige, zwischen Ektoderm, Medullarrohr und Darm eingeschaltete Gebilde dar. (Taf. XXXI, Fig. 2). Dorsal und lateral sind die Grenzen der grossen

Myocölhöhlen deutlich, in dem medialen und ventralen Teile des Urwirbels aber löst sich die innere Wand auf und deren Zellen treten in das Myocöl. In dem weiter von dem kaudalen Ende des Segmentes entfernten Gebiete werden diese Zellen auch gegen Chorda lockerer und noch weiter kranial ist die mediale Wand durchbrochen und an dem kranialen Rande strömen die Sclerotomzellen hinaus. Stellenweise sieht man Bilder, als wäre die ganze mediale Wand als eine einzige Masse, von den Urwirbelzellen gegen die Chorda und den Darm hinausgeschoben worden. Ventral und lateral sind die Segmente nicht immer von dem den Darm umgebenden Mesenchym deutlich abgesetzt. In der Gegend der



Fig. 7.

hinteren Extremitäten sind die Segmente mehr abgeplattet, die Sclerotomzellen sind zahlreicher, die Intervertebralspalte ist viel höher, grösser und beginnt näher dem kaudalen Rande des Segments. Die Sclerotomzellen werden hauptsächlich von der kranialen und kaudalen Umschlagsstelle der Segmente ausgebildet, doch sind an einigen Stellen, anscheinend die Zellen der lateralen Wand (Cutisplatte), an ihrer Bildung beteiligt. Hinsichtlich des späteren Schicksals dieser Schicht, als Cutisplatte, kann dies nicht so sehr auffallen. Obwohl die ventralen und lateralen Grenzen dieser Segmente nicht so scharf von dem ventralwärts gelegenen, die Extremitätenanlagen bildenden Mesenchym getrennt sind, wie weiter kranial, und die Zellen der Segmente in allen Richtungen

zahlreiche, feine, protoplasmatische Fortsätze besitzen, so glaube ich doch an mehreren Stellen, Verhältnisse gefunden zu haben, die schon auf die Teilnahme der Segmente an der Bildung der Extremitäten hindeuten. Es handelt sich um eine anscheinende, noch sehr bescheidene Auswanderung von Zellen der ventralen Urwirbelkante gegen die Extremitätenanlage, ja an einer Stelle ist das noch grosse Myocöl nahe der ventralen Kante ein wenig lateralwärts ausgebuchtet. Diese Verhältnisse werden, meiner Ansicht nach, von dem Vorhandensein der Extremitätanlage veranlasst. Am kranialen Teil des vierten Segmentes fangen die Zellen des dorsalen Umschlagrandes, die früher zur Bildung des Sclerotoms dienten, an, sich regelmässiger an der inneren Fläche der äusseren Schicht zu ordnen, und damit hat die Bildung der Muskelplatte begonnen. Die Thorakalsegmente, insbesondere die kranialen, stellen typische Myotome dar. (Taf. XXXI, Fig. 1). Sie sind grosse abgeplattete, von lateral gesehen annähernd viereckige Gebilde, deren ventrale Ränder von der nach innen umgerollten äusseren Platte gebildet werden, und bei den kranialen Segmenten dem Cölomepithel dicht anliegen. Die Cutisplatte ist hier sehr gut entwickelt, von Zellen gebildet die senkrecht zur Myocölplatte stehen, und grosse längliche Kerne besitzen. Dorsalwärts, wie auch kranial und kaudal hängt sie mit der Muskelplatte zusammen, ventral ist sie nach innen umgebogen und von ihrem freien Rande bilden sich die Sclerotomzellen. An dieser Umschlagsstelle, besonders in dem kaudalen Teile des Myotoms, bleibt ein noch offener Rest des Myocöls, d. h. das Myocöl und mit ihm das Sclerotom sowie die den Sklerotomzellen einen Ausgang darbietende Intervertebralspalte, haben sich allmählich gegen die ventrale, kaudale Ecke des Myotomes hin verschoben, und sich gleichzeitig stark verkleinert. Dieses hängt alles ab von der in derselben Richtung hin, von dorsal und kranial sich ausdehnenden und immer mächtiger werdenden Muskelplatte. Die Zellen des dorsalen Teiles der inneren Schicht gewinnen allmählich eine dem dorsalen Rande des Myotomes parallele Anordnung, Nervenfasern treten heran und mit dem 8. oder 7. Myotom fangen die Zellen an sich zu Muskelzellen zu entwicklen. Nach Kaestner (17) soll die Entwicklung von Muskelfasern in der Muskelplatte an deren dorsalem Rande beginnen. Die Befunde bei dem mir vorliegenden

Embryo sprechen dagegen. Die Entwicklung beginnt ziemlich weit von diesem Rande und auch bis in die kranialsten Myotome bewahren die Zellen der dorsalen Kante ihre epitheliale Beschaffenheit, obwohl sie etwas lockerer und nicht so zusammengedrängt sind wie weiter kaudalwärts. Zur Umwandlung in Muskelfasern zeigen sie noch keine Neigung. In der oberen Rumpfgegend fängt das Heraustreten von Zellen der Cutisplatte in die nach innen liegende Muskelplatte an. Auch finden sich, was damit zusammenhängt, Kernteilungsfiguren fast ausschliesslich

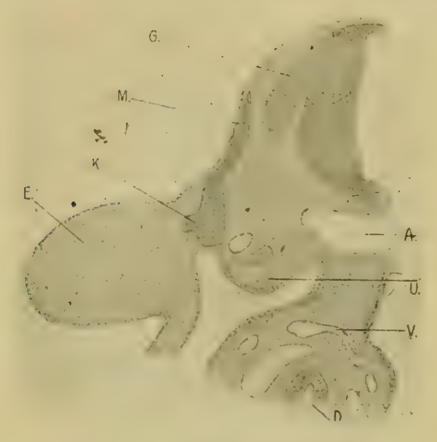


Fig. 8.

in der Tiefe der Cutisplatte dicht an der Grenze dieser und der Muskelplatte.

Die übrigen kranialwärts gelegenen Myotome sind durch das Verhalten ihrer unteren Kanten gekennzeichnet. Bei den letzten vier Cervicalmyotomen, nämlich den der vorderen Extremitätanlage gegenüber liegenden und besonders den siebenten und achten sind sie ausgesprochen uneben, fast zackig. An diesen Unebenheiten beteiligen sich beide Schichten der Myotome, und oft vermag man den spaltförmigen Myocölrest in deren Spitze zu erkennen. An zwei solchen Stellen, am siebenten und am kaudalen Rande des sechsten Myotomes strömen die Zellen lateralwärts in die Extremitätanlage hinein und zwar am deutlichsten von der äusseren Schicht, aber auch höchst wahrscheinlich von der inneren. Auch streben diese herausströmenden Zellen oft gegen die dorsale Fläche der Extremität zu, was vielleicht zu Gunsten der von

Kollmann (19) für den Menschen beschriebenen Entwicklungsweise angeführt werden könnte. Die Zellen der bei diesem Vorgang auftretenden äusseren Schicht springen mehr ins Auge, weil sie grösser und mehr epithelartig sind wie die der inneren Schicht und bewahren diesen Zustand länger, auch ist die Entwicklung des Muskelgewebes in der inneren Schicht noch nicht so weit nach unten vorgeschritten. Von den vierten, fünften und sechsten Segmenten lösen sich Zellen von der ganzen ventralen Ausdehnung der Myotome ab und diese Myotomkante wird kranialwärts hin allmählig undeutlich, in dieser Weise gehen beide Schichten ven-

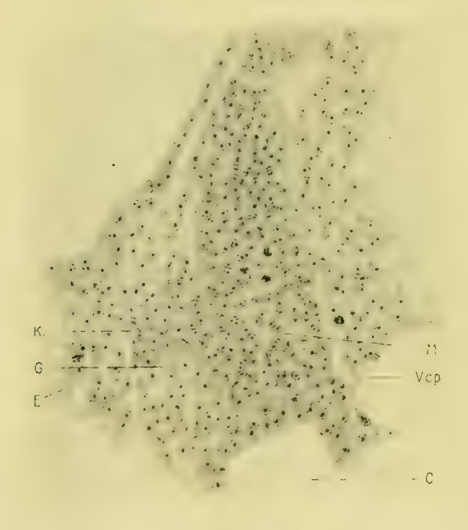


Fig. 9.

tralwärts verloren. An den drei ersten Cervicalmyotomen ist die ventrale Kante ganz unbestimmt. An der Cutisplatte des siebenten und achten Myotomes sind nahe dem ventralen Rande einige kleine, zugespitzte, epitheliale Auswüchse zu sehen, hier treten anscheinend Zellen aus der Cutisplatte heraus. Etwas der Art hat Mollier (33) bei Lacerta beobachtet, aber ob sich hier Zellen von dem epithelialen Verband der Cutisplatte ablösten, vermag er nicht zu entscheiden. An dem achten Myotom, und zwar rechts wie links, findet sich an der Cutisplatte, dicht an deren kranialem Rande, eine verhältnismässig grosse, epitheliale Sprosse, rechtwinklich nach aussen gegen die Extremität gerichtet (Fig. 8).

Auf der linken Seite ist der Myocölrest hier etwas erweitert, ein Heraustreten von Zellen ist zweifelhaft. Auf der rechten Seite (Fig. 9, 10) glaube ich eine Fortsetzung des Myocöls in diese Sprosse hinein verfolgt zu haben, wenigstens sind die Kerne, wie in den Myotomen, spärlicher in der Mitte der Sprosse. Kaudal und ventral sind die Umrisse nicht scharf und hier wandern die Zellen aus. Auch lateralwärts treten an einigen Stellen Zellen aus dem Myotomen dicht an dem Coelomepithel vorbei. Dieses Verhalten ist auch in Fig. 10 zu sehen. Was die Muskelplatte selbst anlangt, so ist ihre Entwicklung etwas vorgeschritten, sie hat an Ausdehnung und Dicke zugenommen und das Sclerotom

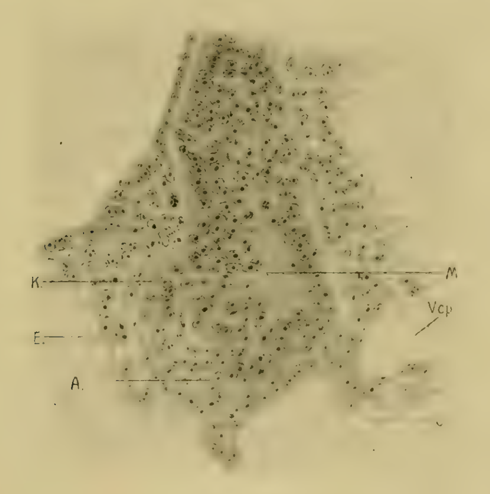


Fig. 10.

hat sich entsprechend zurückgezogen. Die Cutisplatte der zwei ersten Cervicalsegmente ist in ihrem ventralen Teil lockerer geworden und enthält einige Gefässe. In den oberen Cervicalmyotomen ist die Beteiligung der Cutisplatte an der Bildung der inneren Muskelplatte in vollem Gang. Dieser Prozess findet hauptsächlich in der Mitte des Segmentes statt. Oft sieht man nur einzelne Zellen auswandern, dann wieder wird die Grenze zwischen den zwei Schichten uneben, ja leicht zackig, und in einem noch weiter entwickelten Zustand vermag man keine Grenze wahrzunehmen. An gewissen Stellen ist der Prozess so weit vorgeschritten, dass die Cutisplatte an der betreffenden Stelle stark

verdünnt erscheint. Diesen Vorgang beschreibt Kaestner (17) für den Menschen. Bei den drei Occipitalsegmenten ist die Muskelplatte dünner und von den benachbarten Muskelplatten nicht scharf geschieden, auch ventral verliert sie sich in das umgebende Gewebe und ihr Gewebe scheint nach innen zu streben. Die Hypoglossusfasern kommen an diese Segmente sehr nahe heran, einen sicheren Zusammenhang mit ihnen vermag ich aber nicht zu finden. Die Cutisplatte ist als solche fast verschwunden und enthält mehrere Gefässe; jetzt scheint sie nicht mehr zu der in der inneren Platte stattfindenden Muskelbildung beizutragen. Die Gefässe, die von unten her in sie eindringen und wohl eine Auflockerung hervorrufen könnten, denn man findet kleine Gefässe zwischen Zellen, die ihre epitheliale Beschaffenheit kaum aufgegeben haben, sind hauptsächlich zwischen den inneren und äusseren Schichten gelegen und behalten diese Lage dauernd (in der oberflächlichen Fascia). Ob Zellen von unten zwischen Ektoderm und Myotom aufwärts wandern und sich mit den abgelösten Zellen der Cutisplatte mischen, wie Kaestner annimmt, lässt sich nicht entscheiden. Die dorsalen Kanten der ersten Myotome sind nicht sehr scharf, aber von einer Auswanderung von Zellen, wie dies Mollier angibt, konnte ich mich nicht überzeugen. Ventral von den drei oberen Cervicalmyotomen liegen zwei Stränge verdickten Mesoderms, über einen früheren Zusammenhang derselben mit den Myotomen konnte ich nichts feststellen, doch war dies wahrscheinlich der Fall und sie sind zur späteren Muskelbildung bestimmt.

Was das Mesoderm, abgesehen von den Myotomen, betrifft, so sind seine Zellen am dichtesten in den Extremitätenanlagen, den Kiemenbogen und dem Mesenterium angehäuft. Lateral von dem Medullarrohr sind sie spärlicher und kranial sind sie dorsalwärts von diesem noch spärlicher vorhanden. Noch mehr vereinzelt kommen diese Zellen in der vorderen Bauchwand (Membrana reunions anterior) vor, wo sie durch lange protoplasmatische Fortsätze zusammenhängen. Ein Auswandern von Zellen des Coelomüberzuges des Mesenteriums in das Mesenchym ist schwer zu beobachten, weil das Epithel hier höher ist und seine innere Grenze uneben und die darunterliegenden Zellen dicht zusammengedrängt sind. Besonders scheint die Grenze des Coelomepithels nach aussen in dem lateralwärts von dem Wolffschen Körper

gelegenen Recessus am häufigsten undeutlich. Ähnliches hat Mollier (33) für Amphibien beschrieben. Eine regelmässige Anordnung der Mesenchymzellen ist am besten um die Aorta zu sehen, weniger ausgeprägt ist sie kranialwärts ventral von dem Medullarrohr und fängt sie erst um den kranialsten Teil der Chorda an. Den Myotomen gegenüber sind die Sklerotomzellen etwas zahlreicher. In jeder Hälfte des Unterkiefers findet sich eine dichtere Mesodermmasse, der erste Anfang des zukünftigen Meckelschen Knorpels.

Die oben beschriebenen Myotomverhältnisse gewähren hauptsächlich nur eine Bestätigung früherer speziellerer Untersuchungen. Wir können sie folgenderweise zusammenfassen. Es handelt sich um eine gleichmässig fortschreitende Entwicklung der gesamten Urwirbelreihe in kraniokaudaler Richtung, sowie um den gleichen Vorgang an jedem einzelnen Segment in kraniokaudaler und auch in dorsoventraler Richtung. Demzufolge wird die ventrokaudale Ecke jedes einzelnen Segmentes die primitivsten Verhältnisse darbieten. So finden wir, dass die Sklerotomzellen sich zuerst im kranialen Teile des Urwirbels ablösen und in den kranialen Teil des Myocöls eintreten und dass auch hier die mediale Wand der Ursegmente sich zuerst auflöst. Wenn die dorsomediale Wand des Segmentes sich innen an der äusseren Schicht zur Herstellung der Muskelplatte anlegt, so geschieht dies zuerst in der dorsokranialen Ecke und wenn sie sich ventral- und kaudalwärts ausdehnt und die in ihr auftretende Entwicklung von Muskelfasern dieselbe Bahn einschlägt, so rückt das Myocöl, die Bildung von Sklerotomzellen und die Intervertebralspalte allmählich kaudal- und ventralwärts. Das Heraustreten von Zellen aus den ventralen Kanten findet auch zuerst kranialwärts statt. Die Auflockerung der Cutisplatte schreitet auch von kranial nach kaudal fort, aber von ventral nach dorsal, nicht umgekehrt. Wenn dieser Vorgang von dem Eindringen von Gefässen abhängt, so muss er in dieser Weise vor sich gehen, denn es befinden sich dorsalwärts gar keine Gefässe.

Was die Herkunft der Extremitätenmuskulatur betrifft, so sprechen die Befunde für die jetzt herrschende Ansicht, dass diese Muskeln von den Myotomen abstammen. Es treten Zellen aus den Myotomen in die hinteren Extremitäten und fast scharenweise in die vorderen. Die ersten Zellen der Extremitätenanlagen

stammen wahrscheinlich von der Splanchnopleura und dieser Entwicklungsprozess scheint hier noch nicht aufgehört zu haben. Diese Beteiligung der Myotome an der Bildung der Extremitäten besteht zuerst anscheinend in der Auswanderung von einzelnen Zellen aus der Cutisplatte und zwar aus ihrer unteren Kante. Damit kann es auch zur Bildung von grösseren, epithelialen, der Cutisplatte entstammenden Auswüchsen kommen, die im Innern eine Fortsetzung des Myocöls erhalten können, und von derer freier in die Extremität hineinragender Spitze, Zellen aus dem epithelialen Verband sich loslösen können. Ob diese Gebilde — als Knospen oder Sprossen könnte man sie bezeichnen — etwas mit den Muskelknospen niederer Formen zu tun haben, ist nicht klar. Wir dürfen vielleicht sagen, dass es hier ausnahmsweise zur Bildung von Sprossen gekommen ist, und die Lage dieser Sprossen würden wir dadurch erklären, dass die Masse der Extremität lateral von dem entsprechenden Teil des Myotoms statt mehr ventral liegt, und dass die ventrale Kante des Myotoms dem Coelomepithel anliegt und dass das Auswachsen einer Sprosse also hier unmöglich ist. Auch glaube ich annehmen zu dürfen, dass beide Schichten der Myotome sich an diesem Heraustreten von Zellen beteiligen. Dass die Zellen der Cutisplatte die ersten sind, die in die Extremität treten, ist leicht zu verstehen; das ergibt sich aus der Lage. Auch dass die Muskelplatte ihr Herabwachsen fortsetzt, nachdem der untere Teil des Myotoms sich nach aussen gerichtet hat und ihm folgt, können wir annehmen. Dass es zu einer vollständigen, dauernden Trennung der zwei Schichten ventralwärts kommt, wie Kollmann (19) annimmt, findet hier keine Bestätigung. Es scheint nicht, dass die äussere Schicht sich nach innen umschlägt und dass dann aus diesem Rande, der ventralwärts wächst (Mollier), Zellen in die Extremitäten auswandern. So kann es wohl anfangen, aber dann verbindet sich die Muskelplatte mit diesem Rande und beide Schichten wachsen weiter ventralwärts. So vermag man die Zellen der Muskelplatte, durch ihre Umwandlung in Muskelfasern erkennbar, zu verfolgen, bis sie sich in das umgebene Mesoderm verlieren. Diese aus den Myotomen heraustretenden Zellen rücken in die Extremitäten hinein, sie legen sich nicht an das Ektoderm (Kollmann), sondern sind von ihm immer durch die ursprünglichen Zellen der Extremitäten getrennt. Die oben (S. 515) er-

wähnte, aber nur stellenweise vorhandene Strömung von Myotomzellen gegen die dorsale Fläche der Extremität, vermag ich nicht zu erklären. Begreiflicherweise könnte sie eine Beziehung zu Nervenfasern oder Gefässen haben. Dass die sehr verdünnte Cutisplatte eine zeitlang als kontinuierliche Schicht erhalten bleibt (Kollmann), scheint hier nicht der Fall zu sein, wenigstens nicht in den vier kranialsten Segmenten, wo sie sich vollständig aufzulösen beginnt.

Chorda dorsalis.

Die Chorda besteht aus grossen saftreichen Zellen, deren Kerne auch gross und nach aussen gelagert sind. Sie ist von einer sehr dünnen cutikularen Scheide umhüllt. Cranial beginnt sie hinter der Hypophysentaschen mit deren Ektoderm sie in innigster Beziehung steht. Von hier kaudalwärts verlaufend, kommt sie bald unmittelbar auf das Dach des Kiemendarms zu liegen. Dieses verlässt sie dann und gelangt allmählich auf die vordere Fläche des Rückenmarks, von ihm nur durch wenige Mesodermzellen geschieden. Indessen hat aber ihre Form eine Veränderung erlitten, statt kreisförmig im Querschnitt, ist sie zu einem abgeplatteten Oval geworden, dessen kleinster Durchmesser in eine Sagitallebene fällt. In der Schwanzgegend wird die Chorda wieder rund, legt sich unmittelbar an das Nervenrohr an und endigt am Schwanzende, mit dem Schwanzdarm und dem Rückenmark, in einer gemeinsamen Masse undifferenzierten Gewebes.

Das Gefässystem.

a) Das Venensystem.

Die Vena cardinalis anterior (Fig. 11) bezieht ihr Blut hauptsächlich aus dem Gebiete des Gehirns. Hier umkreisen zahlreiche kleine Gefässe das Gehirn lateralwärts, aber eine Verbindung aller dieser mit der unterliegenden Vena card. ant. besteht noch nicht, oder lässt sich wenigstens nicht nachweisen. Zwei ziemlich grosse Gefässe fliessen am kranialen Rande des Trigeminusganglion zusammen um den Anfang der Vena card. ant. zu bilden. Die eine fängt dorsolateralwärts von dem späteren Diencephalon an und ist als Anlage des zukünftigen Sinus sagittalis superior zu betrachten. Die andere Vene, etwas kleiner, wurzelt an der lateralen Wand des Gehirns dorsal von dem Augenstiel

und stellt die Vena ophthalmica dar (Mall, 29). Die aus dem Zusammenfluss dieser Gefässe entstandene Vena cardinalis anterior — Vena jugularis — läuft zuerst medial von dem N. ophthalmicus

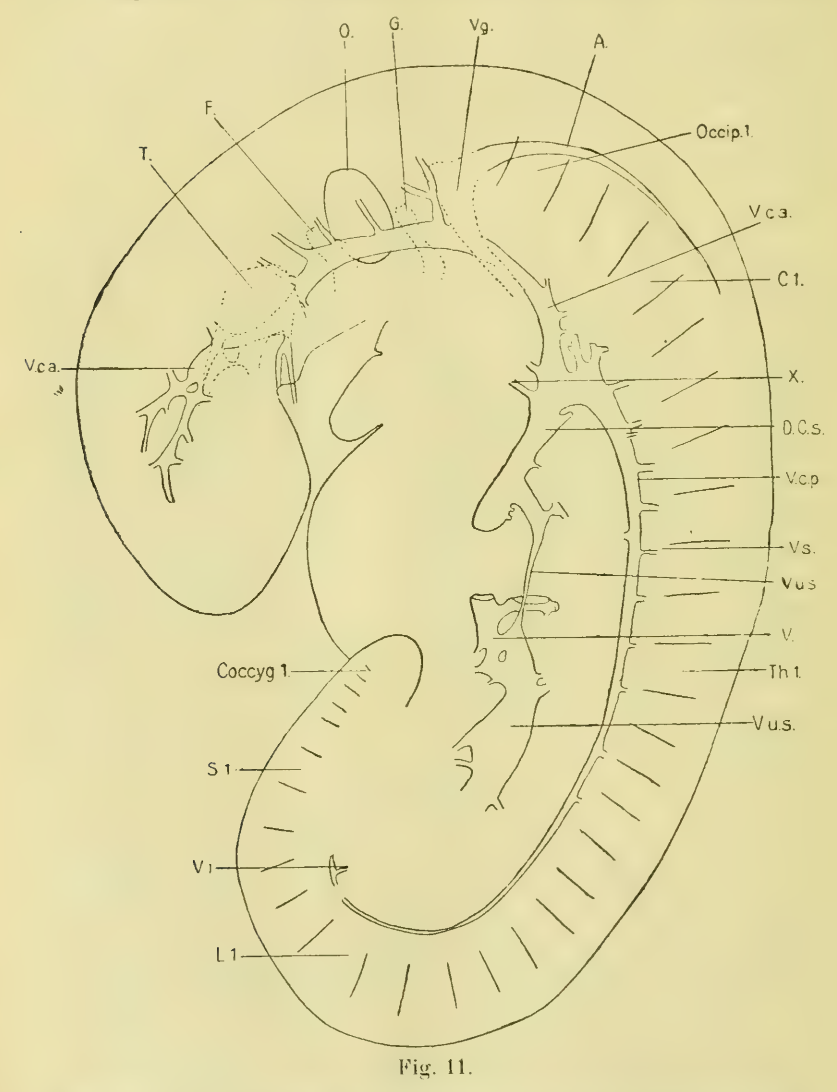


Fig. 11.

im Bogen, der Krümmung des Gehirnrohres entsprechend, kaudalwärts, nimmt einen Zweig von oben auf und legt sich der medialen Fläche des Trigeminusganglions an. Wenn sie an dessen kaudale Grenze gelangt ist, mündet in sie eine aufwärtssteigende, aus

der Gegend der Hypophysis und des Mundhöhlendaches herkommende Vene. Gleich darauf nimmt die Vena card. ant. eine von kaudal und ventral kommende Vene auf, die vielleicht zur Herstellung einer Vena capitis lateralis führen wird. (Siehe Mall, 29, Embryo von 4 Wochen.) Dann zieht die Vene lateralwärts, und kaudalwärts verlaufend, kreuzt sie das Acusticofacialisganglion, das Ohrbläschen und das Glossopharyngeusganglion dicht an deren lateralen Flächen und wieder nach innen kehrend, zieht sie an der inneren Seite des Vagusganglion vorbei. An dieser Stelle mündet in sie eine herabsteigende ziemlich grosse Vene. Von hier an gelangt sie dorsal und medial von dem Vagus, lateral von den dorsalen Aortenwurzeln, dann lateral und ventral von den dorsalen Aorten, einige unregelmässige Venen, die früher wahrscheinlich segmental waren, von hinten aufnehmend. Dorsal und lateral legen sich die, unter den Myotomen besprochenen Mesodermstränge der Venenwand an. In der Höhe des zweiten Cervicalsegmentes kommt die Vene an die dorsale Wand des Coeloms zu liegen, das hier seinen höchsten Punkt erreicht. Gleich darnach verschmilzt die Vena card. ant. mit der von kaudalwärts aufsteigenden Vena card. post. um den Ductus Cuvieri zu bilden. Auch in dieser Gegend münden einige grosse Gefässe, die medial aus der Umgebung des Oesophagus in der Höhe der Lungenanlage herkommen. Am Anfang des Ductus Cuvieri münden in ihn auf jeder Seite je ein von der vorderen Bauchwand kommendes Gefäss. Auf der rechten Seite ist dies besonders gross, es lässt sich ventralwärts bis in die Nähe des Ursprungs der ersten Aortenbogen verfolgen und weiter kandalwärts bis dahin, wo die ersten Kiemenbogen mit der vorderen Körperwand verschmolzen sind, um sich schliesslich in dem ersten Bogen zu verlieren. Ob diesen Venen irgend eine Bedeutung für die Zukunft zuzuschreiben ist, weiss ich nicht. Möglicherweise könnte das rechte Gefäss proximalwärts als die ausnahmsweise vorkommende, in die Vena cava sup. einmündende Vena pericardiaca erhalten bleiben, oder wenn es in der Körperwand erhalten bliebe, als eine Vena mammaria int.

Die Vena cardinalis posterior (Fig. 11) beginnt in dem lateralwärts von dem Wolffschen Körper gelegenen Gewebe im Bereich des dritten Lendensegmentes. In der Nähe ihres Anfangs mündet in sie, an der linken Seite, eine aus der hinteren

Extremität kommende Vena, die Vena ischiadica. Von hier aus steigt die Vena card. post. kranialwärts in dem lateralen Teil des Wolffschen Körpers hinter dessen Gang. In ihrer Grösse etwas schwankend, nimmt sie allmählich zu, sie hat eine dorso-ventralwärts abgeplattete Form und gelangt mehr und mehr medialwärts. Von dem kranialen Abschnitt des Wolffschen Ganges von aussen nach innen gekreuzt, nimmt sie kranial von diesem die Mitte der dorsalen Wand der Recessus parietalis dorsalis für sich ein und veranlasst eine leichte Hervorwölbung desselben. Hier ist sie unmittelbar ventral und lateral von den kaudalen Abschnitten der dorsalen Aorten gelegen. Von dem vierten Cervicalsegmente an kommt sie allmählich mehr in die seitliche Körperwand zu liegen und den zweiten und dritten Segmenten gegenüber biegt sie sich ventral und etwas lateralwärts um sich mit der Vena card. ant. zu verbinden. Von dem fünften Rumpfsegmente aufwärts münden in sie zehn segmental angeordnete von aussen und dorsalwärts fliessende Venen. Die sechs oberen, meistens im Bereich der vorderen Extremität, sind grösser und die fünfte von oben, die zwischen dem sechsten und siebten Halsmyotome verläuft, ist die Vena axillaris. Sie mündet also noch in der Vena card. post. und zwar weit von ihrem kranialen Ende, hat also eine entsprechend grosse Verschiebung durchzumachen um ihre dauernde Lage als Zweig der Vena card. ant. zu erreichen. Gerade wo die Vena card. post. zur Bildung des Ductus Cuvieri sich stark ventralwärts biegt, empfängt sie einige grosse absteigende Zuflüsse. Abgesehen von diesen Venen bekommt sie durch viele unregelmässige Zweige Blut aus der Urniere, auch tritt sie stellenweise mit der medial gelegenen Vena subcardinalis in Verbindung.

Die zwei, von Lewis (25) Venae subcardinales genannten Venen, — intercardinales könnte man sie auch benennen — stellen zwei kleine in dem medialen Teile des Wolffschen Körpers längsverlaufende Gefässe dar. Sie beginnen ungefähr den siebten und achten Rumpfmyotomen gegenüber medial von den Segmentalbläschen. Sie sind noch nicht kontinuierlich, sondern aus etwa vier Stücken zusammengesetzt, die Unterbrechungen kommen hauptsächlich im kaudalen Teile vor. Die Vv. subcardinales schwanken sehr stark an Grösse, sind aber im Allgemeinen kranialwärts grösser, wo sie auch eine mehr mediale als ventrale

Lage einnehmen; nahe dem oberen Rande des sechsten Halsmyotomes münden sie in die Venae card. post. Rechterseits mündet der Hauptstamm beinahe zwei Segmente weiter kaudal und hier ist auch der rechte Wolffsche Gang unterbrochen. Diesem kranialen isolierten Abschnitte des rechten Gangs entsprechend, findet sich auch eine kleine Vene, die als ein Stück der Vena subcard. zu betrachten ist. Hier wie auf der linken Seite fällt die Mündung dieses Venenstückes in die Vena card. post. fast genau mit dem oberen Ende des kranialen Teiles des Wolffschen Ganges zusammen. Diese Venen beziehen ihr Blut durch sehr feine Zweige, hauptsächlich von den Glomeruli. An einigen Stellen sind sie mit den Venae card. post. in Verbindung. Ihr, wenigstens im kaudalen Teile, noch unentwickelter Zustand, dazu ihre Lage weit von den Venae card. mit denen sie nur wenige Verbindungen besitzen, sprechen mehr für eine selbstständige Entwickelung durch das Zusammenfliessen hier neu entstandener Gefässe, (Miller 32) als für eine Abspaltung von den Venae card. (Lewis 25). In der lateralen Körperwand, weiter kranial in der Basis der vorderen Extremitätanlage, befindet sich beiderseits, ein über vier Segmente leicht verfolgbares Gefäss, das sich von dem letzten Halsmyotome bis über das dritte Rumpfmyotom erstreckt und lateral, zwischen der ventralen Myotomkante und dem Cölomrecessus gelegen ist, kaudal ergiessen diese Gefässe ihr Blut anscheinend in die Venae umbilicales. Diese Gefässe sind die von Hochstetter (12) für Lacerta, Hühnchen und Kaninchen beschriebenen Seitenrumpfvenen. Beim Kaninchen münden sie in die Vena subclavia, eine Fortsetzung der ulnaren Randvene. Eine solche Verbindung besteht hier noch nicht, weil die ulnaren und radialen Randvenen zur Zeit noch nicht zur Entwickelung gelangt sind. Sie finden ihre Andeutung in dem Vorhandensein mehrerer Gefässchen nahe dem freien Rande des Extremitätenstummels in seinem kranialen Teile. Als kleine nicht zu identifizierende Venen die ihr Blut zur Vena subclavia führen oder in der Richtung des Nabels, könnten die Seitenrumpfvenen erhalten bleiben. Lewis (24) bildet diese Venen im Querschnitt ab, giebt ihnen aber keinen Namen.

Aus dem in der kaudalen Wand des Bauchstiels, hinter den Arteriae umbilicales gelegenen Gefässnetz, das hier einige auf-

steigende Körperzuflüsse aufnimmt, gehen kranialwärts in der seitlichen Bauchwand eingebettet, und deutliche Hervorwölbungen derselben nach innen verursachend, die zwei ungleich grossen Venae umbilicales hervor, sie steigen senkrecht aufwärts, nehmen mehrere unregelmässige Körperwandzweige auf, und rücken kranialwärts allmählich medial und mehr ventral. Im Niveau der Gallenblasenanlage zerfallen sie in mehrere Zweige, die nach kranial und medial in dem sehr breit gewordenen ventralen Mesenterium gegen die Leberanlage verlaufen. Der Stamm jeder Vena umbilicalis setzt sich, sehr stark verkleinert, in der seitlichen Körperwand weiter kranialwärts fort. Gegen ihre kranialen Enden, werden diese Reste der ursprünglichen Venen wieder ziemlich gross und münden jetzt, links von kaudal und dorsal in den Sinus venosus, resp. sein linkes Horn, rechts von kaudal und mehr von lateralwärts her, gemeinsam mit der Vena omphmes. dext. in das rechte Horn. In ihrem Verlauf von der unteren Fläche der Leber zum Sinus venosus ist die rechte Vene deutlich grösser wie die linke, was damit zusammenhängt, dass sie weiter kaudal keine so zahlreichen und günstigen Verbindungen mit den Lebervenen besitzt. In ihren kaudalen Hälften erfahren diese Teile der Venen eine starke Verengerung, die die linke fast zur Unterbrechung bringt. Gage (8) erwähnt das verschwinden dieser Venen bei einem 4 : 3 mm Embryo erst dort wo sie in den Sinus einmünden und Mall (30) bildet dasselbe Verhalten für einen 4 mm Embryo ab und für einen von 4 : 3 mm rechterseits und links ein Erhaltenbleiben des proximalen Teiles. Auch nach seiner Abbildung der Lebervenen eines 4 : 5 mm langen Embryo sind die Venen am engsten da wo sie münden. Nach His (10) sollen die proximalen Teile der Venen eine zeitlang erhalten bleiben und dem Herzen Blut aus der Körperwand zuführen. Hochstetter (14) gibt an, dass sie zu Venae revehentes werden.

Die zwei Dottervenen liegen in dem Stiel des Dottersacks, kranial von den entsprechenden Arterien und dem Ductus vitellointestinalis. Nachdem sie den Bauchstiel verlassen haben, steigen sie, die rechte bedeutend grösser als die linke, ventral vom Darm im freien Rande des Mesenteriums, aufwärts. Unterdessen nähern sie sich in ihrer Grösse und knapp kaudal vom Anfang des ventralen Darmgekröses zeigen sie eine sehr schwache Verbindung

(Textfig. 12) unter einander. Von hier gehen sie, die rechte nur ein wenig grösser, kranialwärts und auseinander, wenden sich dorsalwärts um den Darm herum und verbinden sich wieder dorsal vom Darm kaudal von der dorsalen Pankreasanlage. Diese Verbindung ist wenigstens zweifach und in sie mündet eine von kaudalwärts kommende Vena mesenterica. Aus dem so entstandenen Gefässring, gehen besonders rechts, grosse Blutbahnen kranialwärts und den Darm umkreisend, verbinden sie sich ventral, dicht über dem Zusammenhang der Leber mit dem Darm, so

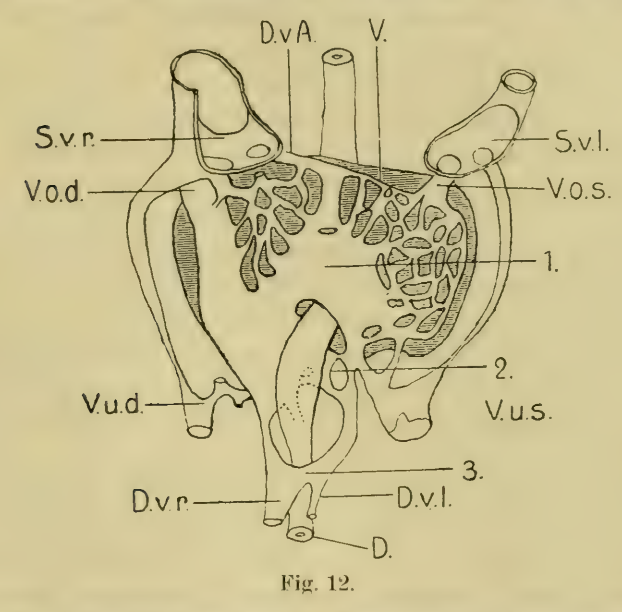


Fig. 12.

entsteht der zweite, der kraniale Venenring. Ventral ist dieser Ring sehr mächtig entwickelt. Rechts, aus dem lateral von dem Darm gelegenen, geräumigen Übergang der zwei Venenringe in einander, geht die noch sehr grosse Fortsetzung der Vena omphmes. dext. nach aussen und kranialwärts, gelangt allmählich in den dorsolateralen Teil des rechten Leberlappens, wo dieser zwischen Mesenterium und Körperwand in den Recessus parietalis dorsalis hineinragt, und mündet gemeinsam mit der Vena umb. dext. in den Sinus venosus ein. Links ist der Zusammenhang dieser Venenringe viel enger und an dieser Stelle mündet ein Zweig von der Vena umb. sin. ein. Der kraniale Ring ist weitaus der grössere und erstreckt sich, ventral und etwas nach rechts von

dem Darm gelegen, ziemlich weit kranialwärts. In dieser Richtung lässt er sich in ein noch kleines unmittelbar vor dem Darm aufsteigendes Gefäss, den Ductus venosus Arantii, verfolgen, der bei einem 6:8 mm Embryo (Piper 37) noch diese Lage hat. Nahe dem kranialen Umfang der Leber, wendet sich dieses Gefäss ziemlich plötzlich nach rechts (His 10, Fig. 134) und ergiesst sein Blut hauptsächlich in das gemeinsame Endstück der Venae umb. und omphmes. dext. teilweise auch in das Ende der Vena omphmes. dext. Der proximale Abschnitt der Vena omphmes. sin. die in das linke Sinushorn mündet, hat dieselbe Lage zum linken Leberlappen, wie die rechte Vene zum rechten. Allein die linke Vene löst sich rasch in Lebercapillaren auf, und ist nicht weit kaudal zu verfolgen. Sie besitzt schon eine schwache Verbindung mit dem Ductus venosus an der Stelle wo dieser nach rechts biegt, so kann ihr Blut zur rechten Seite hinübergeführt werden, wie es Hochstetter (13) für Kaninchen beschreibt, und eine Übertragung der Vene durch die Abschnürung des Sinus venosus von dem Septum transversum, wie Born (1) annimmt, wird nicht notwendig. Bei dem von mir untersuchten Embryo ist der Ductus venosus anscheinend von unten her aus dem kranialen Venenring entstanden (His). In den Sinus venosus ergiessen ihr Blut direkt, abgesehen von dem Ductus venosus, der nicht unmittelbar in ihn einmündet, sieben Venen.

Die Verhältnisse der Lebervenen sind nicht erheblich verschieden von der Beschreibung der Textbücher. Bezüglich des Folschen (7) Embryos vermag ich über die Abbildung und die Beschreibung nicht vollständig ins Klare zu kommen. Sein „sinus de gauche“ würde dem kranialen Venenring entsprechen der links unterbrochen ist, und nur noch eine kapillare Verbindung mit dem Sinus venosus besitzt, auch scheint die Vena omphmes. dext. unterbrochen zu sein. Von den in der oben erwähnten Arbeit von Mall dargestellten Verhältnissen weicht mein Embryo beträchtlich ab. Von den drei Entwicklungsstadien Malls bietet nur die jüngste und zugleich der längste Embryo etwas übereinstimmendes mit meinem. Doch dies betrifft nur die Venae omphmes., den die Venae umb. stellen bei Malls Embryo von 4:5 mm zwei mächtige oben verjüngte, in den Sinus venosus einmündende Stämme dar, die noch keine Verbindung mit dem Leberkreislauf gewonnen haben. In dem nächsten Stadium,

Embryo 4:3. von Mall ist die rechte Vena umb. an ihrer Mündungsstelle unterbrochen, besitzt jedoch keinen Zusammenhang mit den Lebervenen. Bei meinem Embryo besteht eine Verbindung sowohl mit dem Leberkreislauf wie mit dem Sinus venosus und eine Verengerung der Vene hat in ihrer unteren Hälfte angefangen. Bei dem 4:3 mm Embryo von Mall wird das gesamte Blut der Leber durch eine Vene dem Herzen zugeführt, die Vena omphmes. dext. und das Endstück der linken Vena hat sich wahrscheinlich in der oben angegebenen Weise damit verbunden. Zugleich ist die linke Nabelvene ziemlich weit kaudalwärts unterbrochen ohne dass sie Verbindungen mit den Lebervenen besitzt. In dem ältesten Stadium (4 mm) Malls ist die rechte Nabelvene weiter kaudalwärts verkümmert, ohne ihr Blut in den Leberkreislauf zu ergiessen. Beide früher vorhandene Venenringe sind unterbrochen und die Vena umb. sin. hat jetzt einen Zusammenhang mit den Lebervenen. Diese neue Verbindung soll plötzlich „suddenly“ stattfinden Auch finden wir bei Mall erst bei einem Embryo von 7 mm einen Ductus venosus, obwohl jetzt in wohl entwickeltem Zustand, sein Auftreten als eine direktere Blutbahn soll durch die Verschiebung der rechten Dottervene hervorgerufen worden sein. Bei meinem Embryo bei dem die rechte Dottervene noch mächtig entwickelt ist, finden wir den Ductus venosus bereits deutlich angelegt, er lässt sich auf die Verbindung der linken Nabelvene mit dem kranialen Venenring zurückführen. Es handelt sich bei den Mallschen Embryonen also, den älteren Beschreibungen gegenüber, um bedeutende Verschiedenheiten und zeitlich Verschiebungen in der Entwicklung des Leberkreislaufes. Die Verhältnisse bei meinem Embryo dagegen schliessen sich der herkömmlichen Darstellung an.

b) Das Arteriensystem.

Die ventral und kranial zwischen den beiden Herzohren gelegene Aorta verlässt das Pericardialcoelom von einer kurzen gekrösartigen Falte des Pericardiums umgeben, biegt fast rechtwinklig kranioventral in den dritten Kiemenbogen hinein und gabelt sich nach Abgabe der sehr kleinen ersten, der zweiten dicht hinter der medialen Schilddrüsenanlage gelegenen und der sechsten nach rückwärts verlaufenden Bogen in zwei Äste, aus denen die dritten und vierten Bogen ihren Ursprung nehmen. Die ersten

Bogen sind sehr kleine schwer verfolgbare Gefässe die ihren gemeinsamen Ursprung von der vorderen Wand der Aorta nehmen, während dorsalwärts von ihr noch Coelom liegt. Das sehr kurze

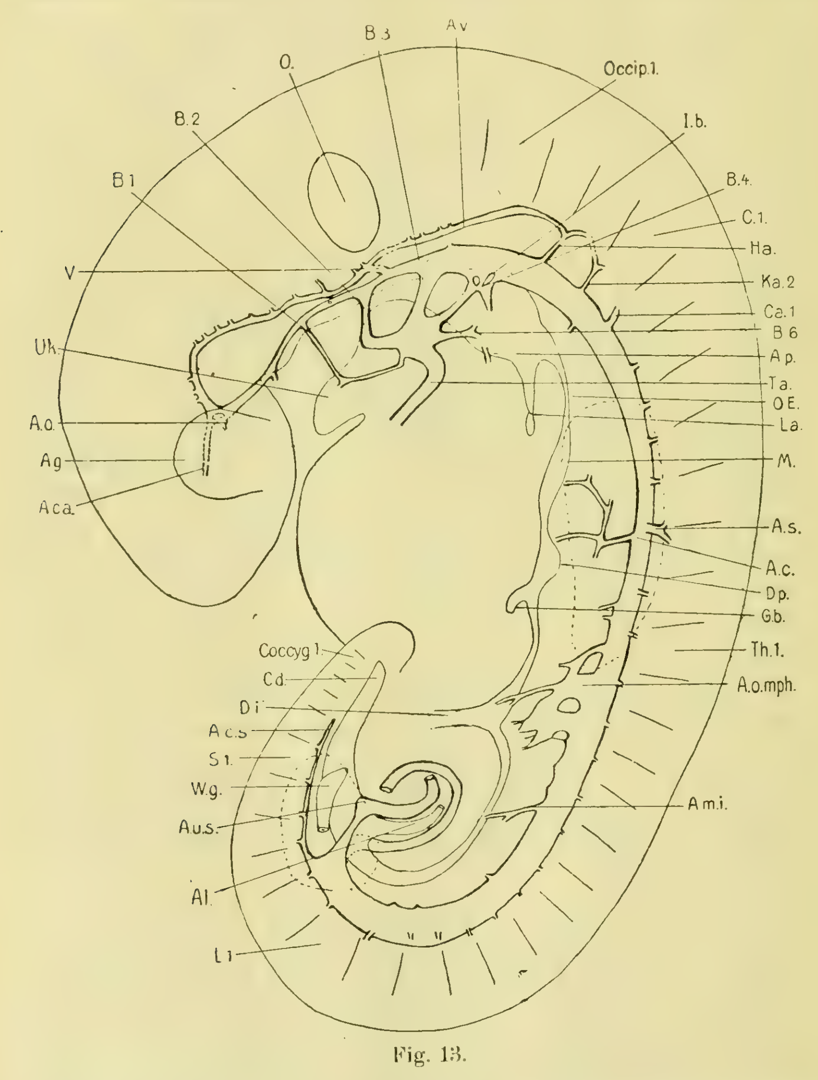


Fig. 13.

Stämmchen gabelt sich bald in zwei winzige Arterien die nach kurzem abwärts gerichteten Verlauf, kranialwärts und auseinander gehen. Hier geht die rechte verloren, die linke gelangt nach aussen in den ersten Kiemenbogen, läuft in diesem dorsalwärts

um den Kiemendarm vor der ersten Tasche, biegt sich dann nach innen und geht in die linke Aortenwurzel über. Die rechte Arterie ist auch durch den ganzen Bogen hindurch zu verfolgen. nur ist ihr proximaler Teil unterbrochen. Die distalen Teile dieser Bogen sind leicht zu verfolgen, von ihren Verbindungen mit der Aorta dagegen, ist die rechte nicht sicher zu finden. die linke ist äusserst eng, und ob sie noch durchgängig sind kann ich nicht sagen. Die zweiten Bogen entspringen getrennt von dem vorderen Umfang der Aorta genau hinter der medialen Schilddrüsenanlage, knapp zu deren beiden Seiten verlaufen die Arterien in lateralwärts gerichteter Krümmung in die zweiten Kiemenbogen. In diesen Bogen verlaufen sie dorsalwärts nahe dem Entoderm und hinter der dorsalen Verlängerung der ersten Taschen fliessen sie nach innen in die dorsalen Aortenwurzel. Die dritten Bogen sind hier weitaus die grössten. In diese zwei mächtigen beinahe in einer transversalen Ebene auseinander gehenden Gefässe scheint sich die Aorta zu gabeln. Sie legen sich den vierten Taschen von vorne dicht an, weiter dorsal unmittelbar nach innen von den Glossopharyngei und fast ohne ihre Richtung zu ändern gehen sie in die dorsalen Aortenwurzeln über, da wo diese am weitesten von einander entfernt sind. Diese Bogen und die kranial von ihnen gelegenen Aortenwurzeln die auch viel schwächer sind als kaudalwärts, stellen die späteren Arteriae car. int. dar. Die vierten Bogen gehen mit den dritten von der Aorta gemeinsam ab. Sie haben ungefähr dieselbe Grösse wie die zweiten, wenden sich rückwärts und nach aussen und nehmen eine Lage kaudal von der dritten Tasche ein, dorsalwärts verbindet sich der linke mit dem dorsalen Teile des sechsten Bogens, der dann wieder in drei Ästchen zerfällt die einzeln münden, so dass es zur Bildung von zwei Inseln kommt. Rechts kommt dies nicht vor. Eine solche Inselbildung scheint sehr häufig zu sein (Tandler, 40). Eine derartige zur Inselbildung führende Verbindung zwischen dem vierten und sechsten Bogen hat Tandler bei einem 6:5 mm Rattenembryo als einen fünften Bogen beschrieben. Die sechsten Bogen, es gibt hier keine fünften. sind noch beiderseits unvollständig. Sie kommen von dem dorsalen Umfang der Aorta gleich bevor diese in die dritten und vierten Bogen übergeht und laufen dorsalwärts zwischen den vierten Kiementaschen und der Kehlkopfrinne. In dieser Gegend

wird es rasch sehr schwer sie zu verfolgen, besonders kranialwärts, kaudalwärts besitzen sie, glaube ich, eine Verbindung mit zwei kleinen gegen die Lungenanlage hinabziehenden Gefässen, den zukünftigen Arteriae pulmonales. Was ihre dorsalen Teile anbetrifft so handelt es sich um zwei von den dorsalen Aortenwurzeln hinter den vierten Taschen herabwachsende, ventral sich verjüngende Sprossen, denen Verbindungen mit den Anfangsteilen noch fehlen (Lehman 22). Die Verbindung der rechten Sprosse mit der dorsalen Aortenwurzel ist doppelt, die Verhältnisse links sind erwähnt worden.

Die in dem Mundhöhlendache eingelagerten Fortsetzungen der Aortenwurzeln über den ersten Bogen hinaus, die Aa. car. int., nehmen ihre Lage vorne zu beiden Seiten der Hypophysis, wenden sich dann mehr dorsalwärts, bekommen am kaudalen Rande des Augenbechers eine Verbindung mit den Aa. vert. cerebrales und setzen sich zwischen Auge und Gehirn weiter fort. Diese letztgenannte Arterie wäre der Lage nach als A. ophthalmica zu bezeichnen, aber im Vergleich mit den von Mall abgebildeten Verhältnissen, die zwar für ziemlich viel ältere Embryonen gelten, bin ich geneigt, sie als A. cerebralis ant. oder doch als gemeinsame Anlage der Aa. cer. ant. und med. anzusehen und das unter ihr, nur auf der linken Seite vorkommende Ästchen als A. ophthalmica zu betrachten. Diese Verhältnisse stimmen fast genau mit den von Tandler (40) für einen menschlichen Embryo von ca. 7 mm angegebenen überein. Die Aa. vertebrales nehmen in diesem Stadium ihren Ursprung aus den ersten Segmentalarterien, welche aus den paarigen Aorten entspringen, den sogenannten Hypoglossusarterien, so genannt, weil sie mit den gleichnamigen Nerven verlaufen. Diese zwei Arterien laufen rostralwärts dem Boden des Nach- und Mittelhirns anliegend, kommen ventral von den Ohrbläschen sehr nahe aneinander und sind dort wahrscheinlich durch Kapillaren verbunden, gehen dann wieder etwas auseinander und gehen kaudal von den Augenbechern eine Verbindung mit den Aa. car. int. ein. Die Aa. vert. bekommen ihr Blut wahrscheinlich in diesem Fall hauptsächlich aus den Aa. car. int. Bezüglich des Ursprungs der Aa. vert., so handelt es sich hier um zwei (Hochstetter, 14) dem Kopf angehörende segmentale Arterienpaare. Die vorderen Arterien verlaufen mit den Nn. hypoglossi, sollen früh zugrunde gehen, die zweiten ver-

laufen mit den Nn. spinales I oder jetzt dicht vor ihnen. So ist diese zweite oft als die erste Cervicalarterie gezählt worden, da aber die dritte, die nächste Arterie dem ersten Halswirbel entspricht, so hat Hochstetter diese erst als erste Cervicalarterie gezählt, und als solche werden wir sie bezeichnen.

Die Verbindung der A. vert. und Hypoglossusarterie ist schon stark in Rückbildung begriffen und wahrscheinlich nicht mehr durchgängig. Die kranialsten Segmentalarterien in der Nähe des Medullarrohres sind durch weite Kapillaren miteinander verbunden, und ich glaube, dass Blut aus den zweiten in die Vertebrales gelangen könnte. So hat sich die Bildung einer Längsanastomose zwischen den Segmentalarterien, die den Ursprung der Aa. vert. bis auf die Aa. subclav. verschieben wird, schon angebahnt. Das nächste Stadium, in dem die Aa. vert. Blut aus den zweiten segmentalen Kopfarterien beziehen, bildet Hochstetter (11) für Kaninchen von elf Tagen ab. Bei einem menschlichen Embryo von 6:8 mm (Piper, 37) war die Hypoglossusarterie verschwunden. Bei einem 7 mm-Embryo (Mall, 27) hatte die A. vert. sich mit der ersten Cervicalarterie, der dritten unserer Reihe, verbunden, und eine Verbindung mit der nächsten ist angebahnt. Tandler (40) bildet einen menschlichen Embryo von 7 mm ab mit einer gut entwickelten Hypoglossusarterie, aus der die A. vert. hervorgeht. Überall von den Aa. vert. aus gehen kleine Gefässe dorsalwärts an den Wänden des Gehirns. Keine von diesen Ästchen sind schon mit Namen zu bezeichnen. Von der linken Aortenwurzel zwischen dem zweiten und dritten Bogen, also aus der A. car. int. geht ein kleines Ästchen nach innen und vorn bis in die Nähe der A. vert., eine Verbindung der beiden konnte ich nicht finden. Auch gehen medialwärts, aber weiter kaudal, zwei kleine Gefässe, eins zwischen dem ersten und zweiten Bogen, das andere an der Einmündungstelle des dritten Bogens — durch kleine Kreise in Fig. 13 angegeben — aus der linken dorsalen Aortenwurzel hervor, sie haben anscheinend keine Beziehung zu der A. vert. Auch von dem höchsten Punkt der linken Aortenwurzel, kaudal von dem dritten Bogen, glaube ich ein nach oben gerichtetes Ästchen gefunden zu haben, aber die Schnittrichtung war hier sehr ungünstig. Es würde ungefähr dem vorderen Rande des ersten Occipitalmyotoms entsprechen, und zwischen ihm und der Hypoglossusarterie ist genau Platz für eine zweite

Arterie. Diese Gefässe kommen, so weit ich sehen kann, nur auf der linken Seite vor, und abgesehen von dem an der Mündung des dritten Bogens sind sie durch regelmässige Zwischenräume getrennt. Ihre Bedeutung ist mir unbekannt. Bei Lacerta kommen drei Segmentalarterien im Kopfgebiet zur Anlage. Die Aa. vert. cer. werden bei unserem Embryo eben vor ihrer Verschmelzung zur A. basilaris angetroffen und, da sie eine Strecke nahe aneinander parallel verlaufen, würde diese Verschmelzung wohl über eine entsprechend grosse Ausdehnung fast gleichzeitig stattgefunden haben.

Einschliesslich der zwei Kopfarterien gehen aus der Aorta und ihren Wurzeln 24 segmentale Arterien hervor. Kranial und kaudal sind sie zwischen den Myotomen gelegen, in der Mitte des Körpers mehr ventral von diesen. Die sechs kranialsten entspringen von den Aortenwurzeln. Von den achten, den zweiten von der unpaaren Aorta, die zwischen den sechsten und siebenten Halsmyotomen gelegen sind, den sechsten Halswirbeln entsprechend, gehen Fortsetzungen der Arterien in die Extremitätenanlagen — Aa. subclaviae — und auch schwache Zweige dorsalwärts gegen das Medullarrohr. In der Höhe der zweiten Lumbalsegmente gehen die mächtigen Aa. umbilicales aus der Aorta hervor, die dementsprechend sehr stark reduziert wird und sich in die noch paarigen Aa. caudales fortsetzt. Von diesen etwas unregelmässigen, stellenweise miteinander in Verbindung stehenden Gefässen zweigen sich rechts fünf Ästchen ab, links vier, die segmental zwischen den Wirbeln gelegen sind. Die Aa. caudales lassen sich bis zwischen den dritten und vierten Sakralwirbel verfolgen, in ihrem distalen Teile sind sie unterbrochen.

Was die ventralen Äste der Aorta anlangt (Fig. 13, Taf. XXIX, Fig. 2), so handelt es sich um vierzehn in den verschiedensten Stadien der Entwicklung begriffene Arterien. Die kranialste kommt von der linken paarigen Aorta, zwischen dem zweiten und dritten der dorsalen Zweige. Die zweite Arterie nimmt ihren Ursprung in der Höhe der Aa. subclaviae, also zwischen sechstem und siebentem Halsnerven. Sie läuft (Fig. 13) ventralwärts in das Mesenterium hinein, gibt einen kurzen Ast kaudalwärts ab, einen zweiten ventral bis an die dorsale Pankreasanlage und einen aufsteigenden, der sich gabelt und bis in die Nähe des Magens zu verfolgen ist. Diese zwei ventralwärts ziehenden Ge-

fässe sind vielleicht als Reste zweier aufeinander folgenden Segmentalarterien anzusehen, bei denen die Verbindung der kranialen mit der Aorta schon verschwunden ist. Andeutungen davon sowie einer Verbindung mit einem noch weiter kranialwärts gelegenen Gefäss sind in der Fig. 13 zu sehen. Die zweite ventrale Arterie werden wir als A. coeliaca bezeichnen. Nach einer Tabelle von Mall (28), welche die Wanderung der Arteria coeliaca zeigt, hatte sie bei einem 2:1 mm-Embryo eine Lage dem vierten Halsnerv gegenüber.

Die nächstfolgenden ventralen Arterien meines Embryos sind zwei dicht aneinander folgende Äste, die von der Aorta zwischen den letzten Halsarterien und den ersten Rumpfarterien entspringen. Sie sind nicht weit zu verfolgen. Die A. omphalomesenterica hat bei dem untersuchten Embryo drei Wurzeln und die Andeutung einer vierten. Sehr ähnliche Verhältnisse sind von Tandler (4, Fig. 1) für einen 5 mm-Embryo beschrieben worden. Die kranialste, schon in Rückbildung begriffene Wurzel liegt etwas weiter kaudalwärts als die erste Rumpfarterie, die drei anderen Wurzeln entsprechen ungefähr den drei folgenden Rumpfarterien. Die erste tritt in das Mesenterium ein, und nach Abgabe eines kleinen Zweiges, der als ursprüngliche Fortsetzung der Arterie zu deuten ist, biegt sie sich stark kaudalwärts und gewinnt eine Verbindung mit der mächtigen zweiten Wurzel. Diese zweite Wurzel, der zweiten Rumpfarterie entsprechend, ist die grösste, sie ist von den Seiten her abgeplattet, mit einem Ursprung aus der Aorta, der sich fast über ein Segment erstreckt, und ist etwas nach rechts in das Mesenterium gerichtet.

Dieser kräftige Stamm wendet sich bald kaudalwärts, gibt aber zuerst einen kleinen Zweig ab, der gleichfalls als Fortsetzung der ursprünglichen Anlage zu deuten ist, und der die Richtung des Ursprungs fortsetzt. Er ist bis an die linke Seite des Darms zu verfolgen. Die dritte Wurzel ist fast so gross wie die zweite, die sie von kranial empfängt und aus diesen zwei wird der Stamm der A. omphmes. gebildet, aus dem vier Arterien hervorgehen. Eine bleibt an der linken Seite des Darms, die drei anderen, von denen eine zuerst links um den Darm herumläuft vereinigen sich zur einer rechts vom Ductus vitellointestinalis verlaufenden Arterie. Die Gefässe liegen an der Ursprungsstelle des Ductus. Mit einer dieser rechtseitigen Arterien die einen

kaudalwärts konvexen Bogen beschreibt, verbindet sich ein aus der Aorta dicht unter der dritten Wurzel entspringender Zweig. Ob er schon durchgängig ist, kann ich nicht sagen. Er ist in seiner ersten Entwicklung begriffen und kann später zu einer kraniokaudalen Verschiebung des Ursprungs der A. omphmes. beitragen. Weiter kaudalwärts finden sich zwei zugespitzte Hervortreibungen der ventralen Aortenwand, durch die wahrscheinlich die Aorta eine Verbindung mit dem in dem Mesenterium um den Darm gelegenen Kapillarnetz besitzt. Zwischen dem fünften und sechsten Rumpfganglion findet sich ein bis an den Darm verfolgbares Gefäss, das vielleicht als A. mes. inf. anzusehen ist. Kaudalwärts von dieser sind noch drei kleine, nur an ihren Ursprüngen erkennbare Äste nachzuweisen. Diese ventralen Äste haben nicht die regelmässige Anordnung, die Tandler beschreibt. Von den aus der Aorta entspringenden Urnierenarterien, die auch ursprünglich segmental sein sollen, sind nur ab und zu unregelmässige Zweige zu finden. Die Aa. umbilicales verlaufen zuerst kaudalwärts, biegen sich dann ventralwärts, kommen in der Bauchwand zu beiden Seiten der Allantois zu liegen und gelangen von hier aus in den Bauchstiel. An der Stelle, wo sie sich ventralwärts biegen, zeigen sie an ihren hinteren Wänden rückwärts — dorsalwärts — gerichtete Ausbuchtungen, die mit einigen lateralwärts von dem Wolffschen Gang gelegenen Blutbahnen in Verbindung stehen und die ersten Anlagen zur Herstellung der secundären Aa. umb. darstellen.

Um die Aorta sind die Mesenchymzellen etwas geschichtet und auch die kleinen Arterien unterscheiden sich von den Venen dadurch, dass die auskleidenden Zellen etwas dicker und saftreicher sind und sich ein wenig dunkler färben.

Das Herz.

Das Herz befindet sich in einem sehr wenig jüngeren Stadium wie das des Embryo R. von His (10). Im Vergleich mit den Bornschen Modellen für Kaninchen (1) soweit ein befriedigender Vergleich möglich ist, ist es etwas jünger wie das im Modell 3 (Ziegler) dargestellte Herz, das einem 5:1 mm langen Kaninchenembryo entstammte. Bei der Beschreibung des Herzens werden wir mit dem Sinus venosus anfangen. Dieser (Taf. XXX, Fig. 2) bietet im wesentlichen die typischen, von His dar-

gestellten Verhältnisse dar. Mit den zwei Ductus Cuvieri, von denen der linke etwas weiter kranialwärts reicht, hat er eine fast regelmässige hufeisenförmige Gestalt. Der rechte Ductus ist viel kürzer wie der linke, was wohl mit der mächtigen Entwicklung der Vena omphmes. dext. zusammenhängt, und mündet von dorsal und kranial in das erweiterte rechte Horn des Sinus venosus. Vorn und innen ragt die Kuppe des Sinus etwas über die Mündung hinauf. Weiter kaudal und medial und von dorsalwärts her mündet die grosse rechte Dottervene, weitaus die grösste aller in den Sinus einmündenden Venen, und gemeinsam mit ihr die von lateralwärts kommende Vena umb. dext. Hier mündet auch (Fig. 2, Taf. XXX) der Ductus venosus Arantii. Der linke Ductus Cuvieri ist viel länger als der rechte, er verläuft kaudal und etwas ventralwärts in der seitlichen Körperwand. Hier bildet er eine in das Coelom vorspringende Leiste, die kaudalwärts zunehmend, sich als Membrana pleuropericardiaca mit dem kranialen Rande des Septum transversum verbindet. Der Ductus biegt jetzt medialwärts, empfängt die von der Körperwand und dem linken Leberlappen kommenden Vena umb. sin. und Vena omphmes. sin. und geht in den quergelegenen Teil des Sinus venosus über. Dieser letztgenannte Teil des Sinus liegt hinter dem Canalis auricularis, hat einen bogenförmigen Verlauf, mit der Concavität kranial, und nimmt fünf aus der Leber kommende Venen auf. Ausserdem mündet eine Lebervene in das Endstück der Vena umb. dext. ein. Der Sinus ist noch in dem Septum trans. eingebettet, aber von der linken Seite her ist eine Abschnürung angedeutet. Sein rechtes Horn öffnet sich nach vorn in das Atrium dext. Der Sinus ist hier viel zierlicher gestaltet wie beim Kaninchen, wo er geräumiger ist und nicht so ausgezogen, dasselbe gilt auch für die in ihn mündenden Venen. Abweichende Füllungszustände würden dies mehr oder weniger erklären. Wie aus dem oben gesagten hervorgeht, liegt der Sinus dorsal von den Herzohren, beim Kaninchen in einem entsprechenden Stadium kaudal von diesen. Diese Verhältnisse hängen von den Stellungen der Herzen in den zwei Fällen ab. Um das menschliche Herz in die Lage des des Kaninchenherzens zu bringen, müssten wir es um eine horizontale Linie um fast 90 Grad drehen, sodass die ventrale Fläche kranialwärts sieht, denn beim Kaninchen liegen die Herzohren dorsal von der Ver-

tikelschleife, zum grössten Teil von diesem Herzabschnitt bedeckt, während sie beim Menschen kranial und nur ein wenig dorsal liegen und vollständig sichtbar sind. In anderen Worten, das Aufrichten des Herzens findet beim Menschen früher statt als beim Kaninchen. Frühere Stufen dieses Prozesses als die hier beschriebene sind bei His (10, S. 132) Embryo Lr. 4:2 mm, Gage (8) 4:3 mm, Broman (5) 3 mm und Janošík (16) 3 mm zu sehen. Auch ist das menschliche Herz in diesem Stadium nicht so rundlich gestaltet wie beim Kaninchen, es ist mehr dorsoventral abgeplattet, beim Kaninchen mehr von den Herzohren gegen die Vertikel zusammengedrängt. Ferner sind beim Menschen die Herzohren kleiner. Freilich ist dies zu einem gewissen Grad von den Füllungszuständen des Herzens abhängig.

Von den Herzohren ist das rechte bedeutend, beinahe zweimal so gross wie das linke. Dieses lässt sich durch die Mündung des Sinus venosus in diesen Herzteil erklären. Ventral und kranialwärts sind die Herzohren durch eine tiefe Rinne getrennt in die der Bulbus Aortae sich einlegt. Dorsal sind sie nicht so deutlich geschieden. Hier setzt sich das Mesocardium post. an, aber vollständig in dem Gebiet des rechten Vorhofs und zeigt an seinem linken Rande eine tiefe Grube (Fig. 2, Taf. XXX) die innen das beginnende Sept. primum verursacht. Das rechte Herzohr ragt weiter ventralwärts wie das linke und auch weiter kaudalwärts, aber bei weitem nicht so, wie es Bremer (4) beschrieben hat, bei dessen Embryo, man die Verhältnisse teilweise auf den schlaffen Zustand der Herzwände zurückführen kann. Im Inneren sind die Atria schon mehr voneinander getrennt, aber noch bilden sie fast einen gemeinsamen Raum. Diese beginnende Trennung ist durch die oben erwähnte, ventral gelegene Rinne und das von kranial und dorsal herabwachsende Sept. primum verursacht. Ventral geht die, von dem Bulbus Aortae veranlasste, niedrige breite Leiste kaudalwärts in die ventrale Wand des Ohrkanales über. Das kaudalwärts verlängert gedachte Sept. primum würde die Öffnung des Ohrkanales rechts von seiner Mitte treffen, d. h. diese Öffnung muss sich noch weiter nach rechts verschieben, um gleichmässig geteilt werden zu können. Das dorsale Endocardkissen des Ohrkanales erstreckt sich sehr wenig an der dorsalen Wand des Vorhofes hinauf, es besteht noch eine bedeutende Lücke zwischen ihm und dem

Sept. primum. An der ventralen Wand dagegen ist die ventrale Ohrkanalverdickung weit kranialwärts gelangt, und als eine Erhebung des Endothels aus dem die Zellen sich noch nicht abzuspalten beginnen, ist sie bis an die Endocardverdickung des Sept. primum am Dache des Vorhofes zu verfolgen. Das Septum primum ist kranial am besten ausgebildet, es besteht aus einer senkrechten muskulösen Platte an deren freier unteren Kante das Endothel ein wenig abgehoben ist und anfängt sich zu verdicken. Der Teil des Septum, der von der dorsalen Wand aus entsteht, ist durch eine wohl entwickelte verdickte Falte der dor-



Fig. 14.

salen Vorhofswand gebildet (Fig. 14). Die dorsale Wand des linken Vorhofes schlägt sich etwas verdickt ventralwärts, dann als ein dünneres rücklaufendes Blatt wieder dorsalwärts wo sie die linke Grenze des Mesocardium post. bildet und in das die Lungenanlage überziehende Coelomepithel übergeht. Das Endothel des Vorhofes überzieht den linken Abhang der Falte, aber von deren Spitze geht es nach links in einem nach vorn konvexen Bogen und kommt an dem linken Rande der Sinusmündung, wo das Gewebe zur Anlage der linken Sinusklappe kranial etwas verdickt ist, wieder in Berührung mit dem Muskelgewebe des

Herzens; von hier aus geht es in den Sinus venosus über. Am linken Rande der Sinusmündung im Bereich des Mesocardiums, geht wie links beschrieben die Wand des Sinus in das Coelomepithel über. Es besteht also an der Anhaftungsstelle des Mesocardiums eine Lücke in der muskulösen Wand des Herzens, die Area interposita von His (Piper 37), wo die Mesenchymzellen des Lungengekröses mit dem Herzendothel in Berührung gelangen können oder sich mit den von diesem abgespalteten Zellen zusammenmischen. Obwohl eine Unterbrechung der muskulösen Wände des Herzens stattfindet, die in geringerer Ausdehnung mit der Anheftungsstelle des Mesocardiums zusammenfällt (Fig. 2, Taf. XXX) findet sich anscheinend auch in dieser Lücke, muskulöses Gewebe, das, so weit ich entscheiden kann, von der übrigen Herzmuskulatur abstammt. Es handelt sich um einige wenige grössere und kleinere Anhäufungen muskulösen Gewebes die einen mehr oder minder deutlichen Zusammenhang mit den Umschlagsrändern des Mesocardiums besitzen. Eine Wucherung dieser Zellen würde den Defekt ausfüllen. Es lösen sich viele Zellen von dem Endocard los und von dorsalwärts her dringen die Zellen des Lungengekröses hervor und bald kann man nicht mehr erkennen woher die Zellen stammen und auch ob sie zu einem Ergänzen des Defekts beitragen, lässt sich nicht entscheiden. Kaudal von der oben erwähnten Anlage der linken Sinusklapppe und an dem linken Umfang der Sinusmündung findet sich eine kleine längliche Hervortreibung des Endothels. Sie ist kaudal deutlich von dem Sept. primum getrennt, verschmilzt kranial mit dessen rechtem Abhange und sitzt der linken Seite des muskelfreien Feldes an. In ihr sehen wir die spina vestibuli von His. Die rechte Sinusklappe ist wohl ausgebildet, und besteht aus Muskelgewebe allein. Kranial ist sie weit von der linken getrennt, läuft dann kaudalwärts und nach links, so dass die Sinusöffnung etwa keilförmig ist mit der Basis kranial, das sie durchströmende Blut wird gegen den Ohrkanal geleitet. Die Ausbildung der rechten Klappe kann man nicht genau beurteilen, da sie fast gerade in der Flucht der dorsalen Wand liegt, was, wie Born bemerkt, mit den Füllungszuständen der Herzohren zusammenhängt, die hier schön prall und ausgedehnt sind. Aussen ist der Canalis auricularis von dorsal leicht sichtbar, ebenso von vorne links von dem Bulbus Aortae, zu beiden

Seiten ist er von den Herzohren in die Tiefe gedrängt worden und vollkommen bedeckt. Seine Lichtung ist ziemlich lang und noch geräumig, er ist von einer sehr regelmässigen, viereckigen, dorsoventralwärts abgeplatteten Gestalt. Kranial beginnt er zwischen den Herzohren, ventralwärts am Vorhofboden gelegen, und mündet, ventrokaudalwärts und etwas nach links ziehend in den kranialen, medialen Teil des Ventrikelraumes aus. Von unten hat man einen freien Blick von der linken Ventrikelschleife aus, durch den Ohrkanal und den linken Vorhof hindurch, bis in das rechte Sinushorn hinein. Die Endocardkissen des Ohrkanales, der ohne sie eine Kreisform im Querschnitt haben würde, legen sich dorsal und ventral in dem Ohrkanal an. Kaudalwärts wo der Kanal sich in den linken Ventrikelraum öffnet, bewahren diese Verdickungen dorsal und ventral in der medialen Hälfte des Ventrikels dasselbe Verhalten zu einander, nur sind hier ihre linken Enden weit von einander getrennt, da dieser Teil des Ventrikels sich in Trabekel auflöst. Weiter kaudal verstreichen diese Verdickungen an der ventralen und dorsalen Wand des Ventrikels im Bereich des Foramen interventriculare. Die Gestaltung des Ventrikelteiles des Herzens versteht man besser nach Fig. 1, Taf. XXX als nach einer Beschreibung. Eine Trennung in zwei Räume hat noch nicht begonnen. Trabekelbildung findet auf der ganzen Innenfläche der linken Ventrikelschleife statt, abgesehen von den oben erwähnten, von den Endothelverdickungen überzogenen Teilen, unten, in der horizontalen Partie des Ventrikels und an der dorsolateralen Wand der rechten Schleife bis etwas über den oberen Rand des For. interventriculare hinauf. Andeutungen eines Sept. interventriculare sind noch nicht zu erkennen.

Das Endothelrohr des Bulbus Aortae legt sich nirgendwo an die muskulösen Wände desselben an, und wo diese in das Epithel des Daches der Pericardialhöhle übergehen setzen sich die zwischen ihnen und dem Endothelrohr gelegenen Bindegewebszellen in das Mesenchym der Kiemenbogen fort. Diese aus dem Endocard stammenden Zellen sind regelmässig um das Endothelrohr geordnet, das durch einen breiten Abstand von dem viel dickeren muskulösen Rohr getrennt ist. Dieses hat durchaus eine querovale Form wovon die des inneren Rohres völlig unabhängig ist. Das Endothelrohr hat kranial eine ent-

sprechende Form, bald aber sammeln sich die spärlicher gewordenen Bindegewebszellen, vorwiegend ventral und dorsal. Folgen wir nun dem Bulbus kaudalwärts, so finden wir, dass diese Zellhäufchen sich allmählich verschieben, und zwar das ventrale nach rechts, das dorsale nach links, dementsprechend dreht sich das linke Ende des längeren Durchmessers des Rohres auch ventralwärts. Diese Drehung beträgt im ganzen ungefähr 180 Grad, sodass am untersten Ende der rechten Ventrikelschleife die ursprüngliche ventrale Verdickung an die dorsale Fläche zu liegen kommt, und gemeinsam mit dem dorsalen Endocardkissen des Ohrkanales in eine Erhebung des Endothels des Ventrikelquerstückes ausläuft. Die andere Bulbusverdickung ist weiter nach unten zu verfolgen und verliert sich, wie die dorsale, in eine Erhebung des Endothels an der ventralen Wand. Diese Endothelverdickungen des Bulbus fangen erst an eine schwache Abplattung des Endothelrohres zu veranlassen, als erste Andeutung der späteren Trennung in Aorta und A. pulmonalis.

Urogenitalsystem.

Der Wulst, welcher weiter kaudal den Wolffschen Körper birgt, beginnt ungefähr dem fünften Halsmyotome, also dem achten der Gesamtreihe, gegenüber, sich an der dorsalen Wand des Coeloms zu erheben, er nimmt allmählich zu, ist in der mittleren Thorakalgegend am grössten und verschwindet wieder am kaudalen Ende des Coeloms im Bereich des vierten Lendenurwirbels. Dorsalwärts geht er unmittelbar in das, medial von den Myotomen, die Aorta und das Rückenmark umhüllende Mesoderm über. Rechts beginnt der Wolffsche Gang im Bereich des fünften Halsmyotoms, des achten der ganzen Reihe, mit einem blinden Ende, weit von dem Coelomepithel entfernt und zwar genau dorsal von der Mündung eines Gefässchens in die Vena card. post. Er besitzt ein deutliches Lumen das sich zunächst ein wenig vergrössert, aber dann wieder schnell abnimmt, er gelangt allmählich ventralwärts und verschwindet nahe dem Coelomepithel, genau in der Höhe eines rudimentären freien Glomerulus und unmittelbar hinter dessen Anhaftungsstelle spurlos. Dieser freie Glomerulus stellt einen kleinen kurzen, leicht gebogenen ventral und medialwärts gerichteten Auswuchs der ventralen Wand des beschriebenen Wulstes dar. Er erstreckt sich über ungefähr 35 μ.

Gefässe in ihm zu verfolgen war nicht möglich. Ähnliches hat Janožík (16) für einen 3 mm Embryo abgebildet. Dem freien Glomerulus folgen 18 10 μ Schnitte in denen nichts von dem Wolffschen Gange zu finden ist.

Links beginnt der Wolffsche Gang (Fig. 16) nahe dem kranialen Rande des sechsten Halsmyotoms und zwar anscheinend mit einem offenen Nephrostom. In der Mitte des Segmentes findet sich ein kleiner Glomerulus und gleich danach verschwindet der Gang. Dann folgt ein zweites kleines isoliertes Stück des

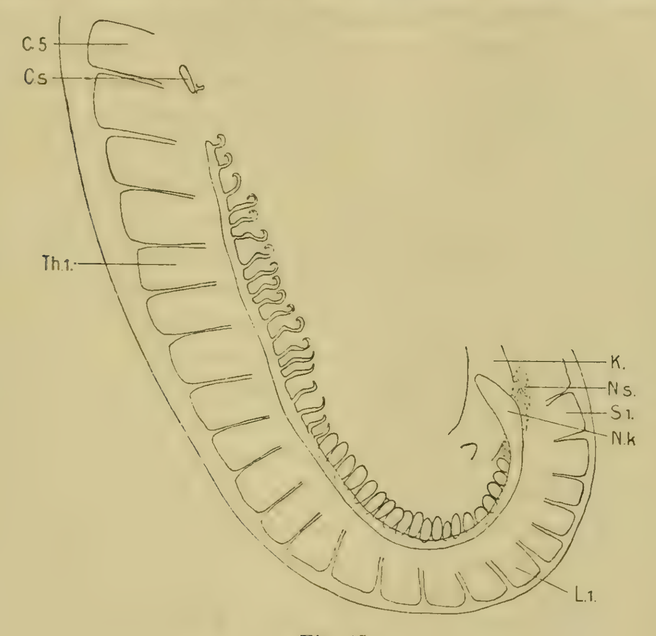


Fig. 15.

Ganges in dessen Bereich ein innerer Glomerulus liegt und im kranialen Teile des siebten Segmentes fängt der Gang wieder an. Offene Coelomtrichter sind bei Physalix (36), Bremer (4) und Gage (8) beschrieben und von Bremer und Gage der Vorniere zugerechnet. Mac Callum (26) schliesst nichts entschiedenes aus dem Vorhandensein eines Coelomtrichters im kranialsten Teile des Wolffschen Körpers. Was der übrige Teil des Mesonephros betrifft, werden wir uns, da keine bemerkenswerten Unterschiede zwischen der rechten und linken Seite vorkommen, auf eine Beschreibung der rechtseitigen Verhältnisse

beschränken (Fig. 15). Zwischen dem sechsten und siebten Segmente findet man einen kleinen Glomerulus dessen Kapsel wahrscheinlich in offener Verbindung mit dem Coelom steht. Aus dieser Kapsel geht ein kurzer Kanal hervor der in den lateralwärts gelegenen Wolffschen Gang mündet. Dieser legt sich nun dem Coelomepithel unmittelbar an und gelangt bald in den lateralsten Teil der Urnierenfalte. Kaudal von diesem ersten Glomerulus folgt eine Reihe von 16 nahe an einander liegenden Glomeruli. Sie liegen in der Mitte der Urnierenfalte, erreichen bald ihre grösste Entwicklung und nehmen dann allmählich ab. Die Glomeruli, deren Grösse schwankt, liegen dicht unter dem Coelomepithel, das in ihrem Bereich etwas verdünnt wird. Ihr Hilus, so zu sagen, ist dorsal und medial gerichtet. Nach vorne stülpen sie die Wand des Kanälchens vor sich ein, und bilden so eine kleine Kapsel, deren ventrale dem Coelomepithel dicht anliegende Wand aus stark abgespalteten Zellen besteht, und deren Lichtung einer tiefen Schale ähnelt, in die das Kanälchen übergeht. Der Verlauf der Kanälchen bietet gewisse Verschiedenheiten dar, doch sind alle demselben, wohlbekannten in Fig. 5, Taf. XXX nach einem Modell abgebildeten Typus unterworfen. Die Kanälchen können länger oder kürzer sein und so in ihrem Verlauf mehr oder weniger zahlreiche Schlingen zeigen. Wenn wir die Bildungen kaudalwärts verfolgen wird die Einstülpung der dorsalen Wand des distalen Endes des Kanälchens, d. h. die Ausbildung des Glomerulus immer geringer, bis sie schliesslich aufhört. Ebenso wird die Wandung der Kapsel immer dicker und mehr der des Kanälchens gleich. Auf diese 17 als Urnierenkanälchen mit Glomemli zu bezeichnende Gebilde folgen zwei Übergangsformen. Sie stellen grosse kurze dickwandige Kanäle dar, die eine Mündung in dem Wolffschen Gang besitzen aber die Entwicklung eines Glomerulus hat noch nicht begonnen. Die Mündung in den Gang erfolgt unter einem so spitzen Winkel, dass auf einige Schnitte der Gang doppelt erscheint. Diese Übergangsformen zu den Segmentalbläschen sind nicht so gebogen wie die oben beschriebenen Kanälchen deren Vorläufer sie darstellen. Weiter kaudalwärts folgen in gleichen Zwischenräumen 20 sogenannte Segmentalbläschen. Sie besitzen sehr dicke Wände und liegen der ventralen und lateralen Oberfläche des Wolffschen Körpers nahe. Die vier oder fünf kranialen besitzen eine

Mündung in den Wolffschen Gang die der oben beschriebenen ähnelt, die anderen kommen nur mit ihm in Berührung. Das 9. bis 14. einschliesslich besitzen eine mehr oder minder deutliche solide Verbindung mit dem Coelomepithel. Über den 2., 4., 13., und 14. findet sich in dem überliegenden Coelomepithel eine deutliche gut abgekrenzte Verdickung mit einer sehr kleinen Vertiefung in der Mitte, die als ein rudimentäres Nephrostom aufzufassen ist. Immer aber war die oben beschriebene solide Verbindung zwischen Bläschen und Oberfläche gering, zweimal also mit der Andeutung eines Nephrostoms versehen, und eine Fortsetzung des Coeloms durch das Nephrostom in das Bläschen hinein, wie sie Gage (8) gefunden hat, kommt hier nicht vor. Medialwärts zwischen dem sechsten und siebten Segmentalbläschen findet sich ein kleineres Bläschen, das anscheinend mit dem siebten in Zusammenhang steht. Die kaudalste Bläschenanlage zeigt noch keine Lichtung. Weiter kaudalwärts und als eine indifferenzierte Fortsetzung dieser Bläschenreihe zu betrachten, ist das Mesoderm, ventral und medial von dem Wolffschen Gang mehr kompakt wie sonstwo und als nephrogener Strang zu betrachten. Nach ventral und innen über diesen hinweg, zieht der Gang, hier etwas vergrössert, und so vielleicht schon auf die Anlage des Nierenganges (Nierenknospe) hindeutend um an die laterale Wand der Kloake zu gelangen.

Scheinbar geht das verdickte Mesoderm um seine mediale Seite herum und kommt so hinter ihm zu liegen. In dieses Gewebe wächst später die Nierengangsystemanlage hinein. Der Wolffsche Gang mündet weit ventralwärts, unweit der Kloakenmembran, gegenüber dem ersten Sakralsegment, in die Kloake. Die oben beschriebenen Gebilde sind nicht mehr streng segmental angeordnet und besonders gilt dieses, wie zu erwarten, für die kranial gelegenen. Die 19 ersten erstrecken sich über sieben bis acht Segmente, es kommen also in jedem Segment, durchschnittlich, zwischen zwei und drei vor. Die 20 Bläschen verteilen sich über zehn Segmente, es kommen also zwei auf jedes Segment.

Links kommen 40 dieser Gebilde vor, von denen 19 mit Glomeruli versehen, 4 als Uebergangsformen und 17 als Bläschen zu bezeichnen sind. An dieser Seite kommen einfache Verbindungen mit dem Coelomepithel dreimal vor, entsprechend

dem dritten, sechsten und siebten Bläschen, und deutlichere rudimentäre nicht durchgängige Nephrostome fünfmal, entsprechend der zweiten Übergangsbildung und dem ersten, vierten, fünften und neunten Bläschen. Diese Reihe von Entwicklungsstufe stimmt im wesentlichen mit den von Gage beschriebenen überein. Nach Meyer (31) sollen beim Meerschweinchen die Nephrotome stellenweise Verbindungen (ein, zwei ja sogar drei auf jedes Nephrotom) mit dem Coelomepithel bewahren, und wenn dann die Segmentalbläschen auftreten, durch sie einen Zusammenhang mit dem Coelom gewinnen. Die Bläschen bilden sich allmählich durch eine Verdichtung und Aushöhlung in der Zellenmasse des nephrogenen Stranges. Sie bekommen eine solide nach den Angaben von Gage später offene Verbindung mit der Oberfläche der Urnierenfalte die sie früher oder später wieder aufgeben und gewinnen eine Mündung in den Wolffschen Gang. Unterdessen strecken sie sich allmählich in die Länge, ihre hintere Wand wird von einem Gefässknäuel eingestülpt, das Epithel dieses Teiles wird entsprechend verdünnt und der übrige Teil legt sich in mehrere Windungen und damit ist ein typisches Gebilde zur Entwicklung gelangt. Der Umstand, dass kranial der Wolffsche Gang unterbrochen ist, darf wohl als ein rückgebildeter Zustand angesehen werden. Entsprechende Verhältnisse finden sich auch sonst; so fand z. B. Keibel (18) bei einem jungen Embryo von Echidna aculeata diesen Gang rechts viermal unterbrochen, links kam es nicht zu einer wirklichen Unterbrechung. Sechsmal auf beiden Seiten war der Gang mit dem Coelomepithel der dem Mesenterium zugekehrten Fläche der Urnierenfalte durch Zellenstränge verbunden. In diesen Bildungen, mindestens dem kranialsten, dürfen wir, vielleicht, wegen des Fehlens von Glomeruli und wegen der medialen Lage der sich später zu Trichtern entwickelnden Strange Vornierenrudimente sehen. Auch die eigentliche Urniere finden wir bei Echidna, mit wohl entwickelten, offenen Nephrostomen versehen. Eine Nebennierenanlage die bei Echidna schon in dem besprochenen frühen Stadium zwischen dem kranialen Teile der Urnierenfalte und dem Mesenterium angelegt ist, fehlt unserem Embryo noch gänzlich. Ob man eine spindelförmige Erweiterung des Urnierenganges, im Bereich des fünften Lumbal und dem ersten Sacralsegmentes kurz vor seiner Mündung in die Kloake schon auf die Anlage

des Nierengangsystems (der sogenannten „Nierenknospe“) beziehen soll, ist nicht mit Sicherheit zu sagen, ist aber möglich. Rechts ist diese Erweiterung bedeutend grösser und bezieht sich mehr auf die dorsale Wand, wo auch die Zellen des Ganges gegen den nephrogenen Gang zu wuchern beginnen und eine entsprechende seichte Ausbuchtung der dorsalen Wand veranlassen.

In oder unter dem Coelomepithel nahe der Wurzel des Mesenteriums und auf der medialen Seite der Urnierenfalte finden sich im Gebiet der ersten fünf Rumpfsegmente mehrere grosse, als Urgeschlechtszellen zu bezeichnende Zellen (Fig. 4, Taf. XXXI).

Der Darm und seine Derivate.

Die Mundöffnung (Fig. 7, Taf. XXX) stellt noch eine breite, transversal gestellte Spalte dar, die in der Mitte etwas höher ist, da hier die Unterkieferbogen noch nicht völlig vereinigt sind. Nahe dieser Öffnung zeigt die ein wenig erweiterte Mundhöhle an ihrer dorsalen, dem Prosencephalon zugekehrten Wand, d. h. ihrem Dache, eine breite, trichterförmige Vertiefung, die Hypophysentasche, deren oraler Abhang von dem unterliegenden Trichter deutlich konvex hervorgebuchtet wird. Der Kiemendarm ist dorsoventralwärts abgeplattet und am engsten im Bereich der zweiten Taschen, sein Boden zeigt oralwärts eine breite Furche zwischen den zwei Hälften des ersten Schlundbogens. Zwischen den ersten und zweiten Bogen greifen die ersten Kiementaschen als tiefe medialwärts verlaufende Rinnen auf den Boden des Schlunddarms über. In der Mittellinie, wo diese Rinnen in die oben beschriebene mediale Furche auslaufen, sind sie durch eine kleine Hervorwölbung, das Tuberculum impar, von einander getrennt. Im Bereich des zweiten Bogens, in der Mittellinie, gleich aboralwärts von dem Tuberculum impar, findet sich eine kleine Öffnung, die in die sogenannte mediane Schilddrüsenanlage hineinführt. Die zweiten Taschen sind nicht wie die ersten medialwärts verlängert, und in der Mittellinie zwischen ihnen hebt sich der Boden des Darms in der Gegend des zweiten und dritten Bogens, zu einem kleinen oralwärts gerichteten Vorsprung, der Furcula. Kaudalwärts, zwischen den dritten Taschen, ist diese Erhebung durch eine tiefe, gegen die Kehlkopfanlage verlaufende Rinne geteilt. Die inneren Schlundtaschen nehmen

kraniokaudalwärts an Grösse ab, haben alle im allgemeinen eine frontale Stellung und sind senkrecht dazu stark abgeplattet. Sie sind, besonders die zweiten, etwas kranial von den entsprechenden äusseren Furchen gelagert, so dass die Verschlussmembran eine schräge Stellung bekommt und ihre innere Fläche kranial und medial, ihre äussere kaudal und lateral sieht. Die ersten Taschen kommen ventral nicht mit dem Ektoderm in Berührung. Bei den zweiten und dritten dagegen fehlt eine Berührung mit dem Ektoderm nur in dem dorsalsten Teile der rechten dritten Tasche. Wie früher gesagt, kommt es bei den vierten Taschen nicht zur Bildung einer Verschlussmembran, ihre lateralen Enden liegen in ihren dorsalen Teilen, oralwärts, dem Ektoderm hinter den vierten Kiemenfurchen sehr nahe, rechts berührt das Entoderm der Tasche das Ektoderm für wenige Schnitte. Diese letzten Taschen hängen mit dem Darm zusammen, da, wo dieser sich lateralwärts abzuplatten beginnt, und nach ihrer Abgabe ist der Darm in seinem ventralen Teile deutlich erweitert. Die beiden ersten Taschen zeigen kleine, dorsale Verlängerungen, auch bei der zweiten und dritten der rechten Seite kommen ähnliche Verhältnisse vor, bei der zweiten aber liegt diese Verlängerung nicht in der dorsalen Fortsetzung der Tasche, sondern ist kaudalwärts sowie dorsalwärts gerichtet. Das Dach des Kiemendarms (Fig. 6, Taf. XXX) zeigt im Bereich des zweiten und dritten Bogens zwei lateralwärts gelegene niedrige Leisten, seitlich von denen die dorsalen Aortenwurzeln verlaufen. Man könnte vielleicht noch innen von der zweiten Tasche eine undeutliche Vertiefung als die Impressio cochlearis (Hammar, 9) ansehen, aber dass sie eine Beziehung zu dem viel weiter dorsalwärts gelegenen Ohrbläschen hat, scheint mir etwas zweifelhaft.

Die sogenannte mediane Schilddrüsenanlage steht mit dem Boden des Kiemendarms im Gebiete des zweiten Bogens in Zusammenhang. Sie ist zuerst ventralwärts gegen die Teilungsstelle der Aorta gerichtet, biegt sich dann rechtwinklig oralwärts und wird zugleich dadurch, dass auf ihrer tieferen Fläche eine tiefe Rinne entsteht, zweilappig. Die Anlage der medianen Schilddrüse erstreckt sich nur über wenige Schnitte und besitzt ein Lumen nur in ihrem proximalen Teile. Die freien Enden der vierten Taschen (Fig. 7, Taf. XXX) nehmen ziemlich plötzlich an Grösse ab, und setzen sich so ein wenig weiter fort, ihre oralen

Flächen sind hier an einigen Stellen uneben und nicht immer genau abzugrenzen. ob es sich schon um die postbranchialen Körper, die sogenannten lateralen Schilddrüsenanlagen, handelt, kann ich nicht sicher sagen. Auch an den aboralen Flächen dieser Taschen, aber weiter dorsal, wo sie noch medial mit dem Darm zusammenhängen, findet sich rechts wie links in derselben Lage je ein kleiner, zelliger Auswuchs des Taschenepithels. Schliesslich möchte ich auch bemerken, dass mehrfach kleine Auswüchse auch im Bereich des Ektoderms kaudal von den vierten Kiemenfurchen zu erkennen sind. Ob im Bereich der erwähnten entodermalen und ektodermalen Auswüchse Zellen von Entoderm oder Ektoderm in das Mesoderm auswandern, kann ich nicht sagen.

Die noch wenig entwickelte Trachea und Lungenanlage (Fig. 2, Taf. XXIX, Fig. 13) nimmt ihren Ursprung aus dem Darm in der Höhe des zweiten Halssegments. Die Lichtung der Tracheaanlage ist zuerst eine sagittal gestellte Spalte. Vor dem Oesophagus, kaudalwärts ziehend, wird sie bald zu einem runden, dickwandigen Rohr, das beträchtlich grösser ist wie der Oesophagus, und zwischen den dritten und vierten Cervicalsegmenten gabelt sie sich in die beiden Lungenanlagen. Von diesen ist die linke bedeutend kleiner und kürzer und ist beinahe rechtwinklig lateralwärts gerichtet. Die rechte Lungenanlage ist grösser, länger und nimmt ihre Richtung kaudolateralwärts. Zwischen ihrem distalen Ende und dem kranialen Teile des Magens, dem letzten näher liegend, findet sich das kraniale blinde Ende des Recessus sup. sacci omenti. Im Niveau der Abgabe der Bronchusanlagen gewinnt das Lungengekröse eine Verbindung mit der dorsalen Wand des Herzens. Das Epithel der Lungenanlage ist wahrscheinlich mehrschichtig, und seine grossen Kerne sind vorwiegend nach aussen gelagert.

Der Oesophagus (Fig. 2, Taf. XXIX, Fig. 13) ist ein im Durchschnitt kreisförmiges Rohr und viel enger wie die ventral liegende Tracheaanlage, auch hat er dünnere Wände. Im Bereich des vierten Halssegmentes wird er allmählich grösser, seine Wandung dicker, gleichzeitig aber wird er lateralwärts abgeplattet. So zur Magenanlage geworden, nimmt das Darmrohr eine schräge Stellung ein, indem seine ventrale Kante etwas nach rechts, seine dorsale entsprechend nach links sieht. Die Magenanlage erstreckt sich jetzt von dem kranialen Rande des vierten

bis in den Bereich des sechsten Halssegmentes, in ihrem kranialen Teile hat sie den Recessus sup. sac. omenti an ihrer rechten und ventralen Seite; kaudal liegt sie sehr nahe der Anhaftungsstelle des Mesenteriums an die dorsale Fläche der Leber, und in dieser Gegend finden an mehreren Stellen Verbindungen zwischen den um die Magenanlage gelegenen Blutbahnen und dem in der Leber, an der Ansatzstelle des Mesenteriums kranial verlaufenden Ductus venosus statt. Es sind dies die Verbindungen, von denen Bromann (6) sagt, „dass bei menschlichen Embryonen von 5—16 mm Länge konstant Zweige (einer, zwei oder mehrere) des Ductus venosus Arantii durch die Anlage des Omentum minus in die mesodermalen Magenwände hineindringen, um hier ein dichtes Geflecht zu bilden." Durch diese Zweige soll nach Bromann der während ihres Vorhandenseins rasch wachsende Magen hauptsächlich sein Blut bekommen. An seinem kaudalen Ende, wo er in das Duodemm übergeht, wird der Magen wieder sehr eng. Das Duodemm nimmt dann gleich wieder an Grösse zu, besonders sein sagittaler Durchmesser, indem die verdickte hintere Wand sich dorsalwärts ausbuchtet, um die dorsale Pankreasanlage zu bilden. Von innen her stellt diese Anlage eine tiefe Rinne an der dorsalen Wand des Duodenums dar. Diese dorsale Anlage liegt in der Höhe des siebenten Halssegmentes.

Für die ventrale Pankreasanlage kommen zwei Bildungen in Betracht. Wie aus den Figuren 3—4, Tafel XXX hervorgeht, finden sich zwei ziemlich grosse längs verlaufende Wülsten zwischen Darm und Gallenblasenanlage. Diese Wülste beginnen schon ein wenig weiter kranialwärts, da, wo die Leber mit dem Darm in Verbindung steht, und vereinigen sich kaudal von der Gallenblase. Von diesen Wülsten ist der rechte länger und besser entwickelt. Die Zellen dieser Wülste lassen sich auf den Schnitten, an einigen Stellen mehr oder weniger deutlich gegen die Zellen der Darmwand abgrenzen. Beide Wülste besitzen ein kleines Lumen, das aber nicht immer deutlich zu erkennen ist, diese Lumina scheinen kranialwärts mit den lateralen Teilen der Anlage des Ductus choledochus in Verbindung zu stehen. Rechts ist das Lumen etwas grösser und kaudalwärts verfolgt nimmt es eine Lage ventral von dem linken ein, dann fliessen beide Lumina zu einem einzigen zusammen, das bis zu dem kaudalen Ende der Anlage verläuft. Der rechte und der linke Wulst mit den

beiden entsprechenden Lumina sind die zwei von Jankelowitz (15) für denselben Embryo beschriebenen ventralen Pankreasanlagen, und auch ich bin geneigt, mich der Ansicht dieses Autors anzuschliessen und die ventrale Anlage des Pankreas, wie bei manchen anderen Säugern, so auch bei Menschen in ihrem allerersten Stadium, als doppelt anzusehen. Doch ist eben nur eine Andeutung der Paarigkeit vorhanden und die rechte Seite überwiegt. In wenig älteren Stadien findet man nur eine ventrale Pankreasanlage, wie viel von der linken Seite unseres Stadiums zu dieser beitragen wird, muss zweifelhaft bleiben.

Die Leber, Fig. 2, Tafel XXIX, steht im Niveau des unteren Randes des 7. Halssegmentes, in Zusammenhang mit dem Darm. Die Wand des Duodenums geht ventralwärts in das Lebergewebe über, aber nur auf wenigen Schnitten findet sich ein Zusammenhang. Das Septum transversum in das die Leber hineinwächst, stellt eine dicke etwas schräg von kranial und dorsal nach kaudal und ventral abfallende, im allgemeinen frontal gestellte Platte dar, die ventral die dorsale Wand der Pericardialhöhle in ihrer kaudalen Hälfte bildet und an deren dorsokaudalen Fläche, das Mesenterium, zwischen den zwei dorsalwärts gerichteten Leberlappen, sich anheftet. Lateral ist das Sept. trans. mit der seitlichen Körperwand verbunden und geht kaudal- und ventralwärts in die vordere Bauchwand über. Das schon entwickelte Lebergewebe findet sich hauptsächlich kranial von seiner Verbindung mit dem Darm und erreicht seinen kranialsten Punkt in dem rechten Leberlappen, ventral und medial von der Vena omphmes. dext. in der Nähe ihrer Mündung in den Sinus venosus. Die Leber liegt jetzt im Bereich des 6. und 7. Halssegments und hat im Durchschnitt etwa eine hufeisenförmige Gestalt, d. h. es bestehen zwei dorsalwärts gerichtete Schenkel, die durch eine dickere Masse von Lebergewebe ventral vom Darm verbunden sind. Das Lebergewebe besteht aus grösseren und kleineren unregelmässigen Zellbälkchen die kranial und besonders dorsal, in der Nähe der Dottervenen, nur durch Blutbahnen (sinusoids-Minot) getrennt sind. Kaudalwärts werden diese Venen spärlicher, mesodermales Gewebe dringt zwischen die Balken hinein und am kaudalsten und ventralsten Umfang der Leber dringen ihre Zellen hinaus in das Mesenchym des Sept. transv., oft folgen diese Ausläufer den Venen, ihren Wänden dicht anliegend. Das

rasch wuchernde Gewebe hat schon die linke Dottervene zur Unterbrechung gebracht, die rechte stellt noch einen grossen Stamm dar und die Leberzellen lagern sich hauptsächlich an seiner ventralen und medialen Fläche an und so kommt die Vene in die dorsolaterale Ecke des Leberlappens zu liegen. Im ganzen kann man sagen, dass das Lebergewebe in der Richtung des stärksten Blutstromes am stärksten wuchert, so hat die Leber ihren grössten Durchmesser in der Richtung von kaudal und links nach kranial und rechts. wie das in einem von mir gemachten Modell deutlich zur Anschauung kam. Die Verbindung der Leber mit dem Darm ist solid und unmittelbar kaudal von ihr buchtet sich die vordere Darmwand mächtig aus, um die Gallenblasenanlage zu bilden, doch findet im kranialsten Teile dieser Bucht noch eine unbedeutende Bildung von Leberzellen statt.

Nach Abgabe der ventralen Pankreasanlagen wird der Darm wieder eng und liegt in der Mitte des Mesenteriums zwischen deren dorsalen und ventralen Anhaftungsstellen, mit den Vv. omphalomes zu beiden Seiten. Von dem zweiten Rumpfsegmente gelangt er allmählich ein wenig weiter ventral und ungefähr in der Höhe des vierten Segmentes gibt er den Ductus vitellointestinalis ab, der, im Stiel des Dottersacks eingelagert, von seinen Gefässen umgeben, den Körper durch den Bauchstiel verlässt. Er ist von einer einfachen Schicht von grossen kubischen bis zylindrischen Zellen ausgekleidet. Nach Abgabe des Ductus zieht der Darm dorsalwärts, stark verkleinert nimmt er seinen Verlauf wieder der Krümmung des Embryos entsprechend und geht, dem dritten Lendensegmente gegenüber beträchtlich erweitert in die Kloake über.

Die Kloake (Fig. 2, Taf. XXIX) hängt in ihrem kranialen Teile dorsal mit dem Darm und ventral mit der Allantois zusammen. Kaudal setzt sie sich in den Schwanzdarm fort. Kranial ist sie am geräumigsten, besonders ventral, und da wo der Allantoisgang entspringt, sind ihre lateralen Wände etwas ausgebuchtet. In dieser Gegend wird auch das Epithel viel dünner und geht in die niedrige, einfache Zellschicht des Allantoisganges über. Den Verlauf dieses Ganges in der vorderen Bauchwand und dem Bauchstiel ist in der Figur zu sehen. An seinem Ende ist der Allantoisgang zu zwei kleinen Erweiterungen angeschwollen. Kaudal von dem Ursprung der Allantois wird

die Kloake von den Seiten her mehr abgeplattet, aber ihr ventraler Teil ist noch für eine Strecke etwas breiter, indem gegen die dorsale Wand, zwei niedrige längsverlaufende Leisten sich erheben. Kranialwärts verlängert würden diese Leisten zwischen Darm und Allantois einschneiden. Zwischen letztem Lenden- und erstem Sacralsegment tritt das Kloakenentoderm mit dem Ektoderm der ventralen Körperwand in Berührung und beide Epithelschichten bleiben fast im Bereich von drei Segmenten aneinander gelagert. Die so entstandene Kloakenmembran (Fig. 7) ist etwa spindelförmig gestaltet und ist am dünnsten in ihrer Mitte. Von den zwei sie bildenden Schichten ist die ektodermale immer die dünnere, obwohl Darmentoderm und Körperektoderm, dort wo sie aneinander zu liegen kommen, beide eine Verdünnung erfahren. Unweit der Kloakenmembran münden die Wolffschen Gänge in die Kloake ein. Die Mündung des rechten ist in Fig. 2, Taf. XXIX, zu sehen. Von den Wänden der Kloake sind die lateralen immer die dicksten. Der Schwanzdarm besitzt ebenso wie die Kloake ein verhältnismässig grosses Lumen, das bis in den Bereich des zweiten Coccygealsegments zu verfolgen ist. Die Wände des Schwanzdarms werden gegen das Ende des Schwanzes immerhin unregelmässiger in ihrer Dicke, oft kommt es fast zur Bildung eines dorsalen Kammes und die Grenzen nach aussen werden oft schwer bestimmbar. Noch weiter kaudal dringen dichte Massen von Mesodermzellen, die dorsal mit den Urwirbeln zusammenhängen, ventralwärts um den Darm zwischen ihn und das Ektoderm. Der Darm, dessen Wände dicker und dessen Lumen entsprechend kleiner geworden sind, ist dann nicht von dieser Mesodermmasse abzugrenzen. An seinem Ende verliert der Darm seine Lichtung und geht mit der Chorda, dem Nervenrohr und dem Mesoderm, in eine gemeinsame Zellmasse (Schwanzknospe) über.

Coelom.

Alle Teile des Coeloms stehen noch in freier, offener Verbindung mit einander. Die Pericardialhöhle ist am selbstständigsten geworden, zugleich ist sie der geräumigste Abschnitt der Körperhöhle und mit ihrer Beschreibung werden wir anfangen. Sie beginnt kranial im Bereich des zweiten Halssegmentes, dorsal von der Aorta mit zwei zu beiden Seiten der Kehlkopfanlage gelegenen Schenkeln die sich dorsal bis zu den Vv. card. ant.

ausdehnen. Kaudalwärts nimmt die Pericardialhöhle rasch an Grösse zu, ventral dringt sie allmählich zwischen Truncus arteriosus und vordere Körperwand ein, so dass dieser frei in der Höhle liegt. Dorsal von ihrem kranialen Teile liegen die zwei Recessus parietales dorsales. Ventral werden diese spaltförmig, indem das Mesenterium von der heranwachsenden Lungenanlage lateralwärts vorgetrieben wird. Der rechte Recessus erfährt weiter kranial, eine Trennung von der eigentlichen Pericardialhöhle, weil der Ductus Cuvieri rechts viel weiter kranial wie links die seitliche Körperwand verlässt und in die Membrana pleuropericardiaca eintritt, um in den Sinus venosus zu münden. Links erhebt sich die den linken Ductus Cuvieri enthaltende Membrana pleuropericardiaca an der lateralen Coelomwand, zieht kaudal, ventral und nach innen, immer an Grösse gewinnend, und verschmilzt mit dem kranialen Rande des Sept. trans. Kranial und medial von dieser Falte, zwischen ihr und der Lungenanlage, hängt der linke Recessus mit der Pericardialhöhle zusammen. Kaudal von der Anheftungsstelle des Mesocardium post. wird die dorsale Wand des Pericardialcoeloms von der vorderen Fläche des Sept. trans. gebildet, in welches von dorsalwärts die Leber hineinwächst. Diese Wand ist gegen die Höhle zu konvex und zeigt in ihrem oberen Teile mehrere kleine zapfenförmige Auswüchse des Gewebes des Septum trans.; von der linken Seite ist eine Abschnürung eben angedeutet. Ventral wird die Pericardialhöhle durch die äussere Körperwand abgeschlossen. Kaudal erstreckt sie sich bis in das Gebiet des letzten Halssegmentes. Die dorsale Wand der Recessus parietales wulstet sich kaudalwärts hin allmählich auf, kranial wird dieser Wulst von der Vena card. post. hervorgerufen, kaudal entspricht er der Urniere. Kranialwärts verfolgt geht diese niedrige Leiste, indem die Vena card. in die seitliche Körperwand gelangt an die laterale Wand des Recessus über. Von dorsalen und ventralen Pfeilern (Uskow 42) ist noch nichts zu finden. Weit in die Recessus hinein, zwischen Magengekröse und seitlicher Körperwand, ragen die von der dorsalen Fläche der Leber herauswachsenden Leberlappen. Rechts erstreckt sich der Lappen weiter kranial infolge der mächtigeren Entwicklung der rechten Dottervene. Kaudal, wenn die Leberlappen, sich rasch verkleinernd, auf dem Mesenterium und der dorsalen Fläche des Sept. trans. verstreichen, öffnen sich die beiden

Recessus in einen geräumigeren Teil des Coeloms. Das Coelom ist hier durch das dorsale und ventrale Mesenterium getrennt, dorsal springt die Urnierenfalte weit hervor, und ventralwärts an den lateralen Wänden verursachen die Nabelvenen wohl entwickelte längliche Leisten. In der Höhe des ersten Rumpfsegmentes, wo das ventrale Mesenterium aufhört, fliessen die zwei Coelomhälften ventral vom Darm zusammen, und gleich darauf setzen sie sich, durch den Bauchstiel hindurch in das extraembryonale Coelom fort. Auch kaudal von dieser Stelle trennt das Coelom die ventrale Wand des Darms von der vorderen Körperwand. Das Coelom erstreckt sich kaudal bis in das Gebiet zwischen den vierten und fünften Lendensegmenten, im Bereich der hinteren Extremitäten.

Wenn man die Schnitte von kaudal nach kranial verfolgt, findet man das Magengekröse im Bereich des sechsten Halssegmentes etwas nach links gebogen, sodass seine rechte Fläche konkav wird. Dorsal von dieser Konkavität, an der Wurzel des Mesenteriums, verdickt sich dieses, bildet kranialwärts einen deutlichen Vorsprung, der, lateral von der Ansatzstelle des Magengekröses auf der Leber, sich mit deren dorsaler Fläche verbindet. Indem diese Falte kranialwärts mit dem Mesenterium verschmilzt, kommt es zur Bildung eines blinden Sackes, der rechts und ventral von dem Magen liegt (Fig. 2, Taf. XXIX) und kaudal in das übrige Coelom übergeht. Es ist dies der Recessus superior sacci omenti (Ravn, 39), er erstreckt sich bis in den Bereich des vierten Halssegmentes. Das Coelomepithel besteht am Mesenterium, besonders dorsalwärts aus hohen cylindrischen Zellen, über den Urnierenfalten werden die Zellen etwas niedriger, auf der Körperwand platten sie sich ventralwärts hin allmählich ab. An der vorderen Bauchwand zeigen die Zellen des Coelomepithels allerlei Gestalt, oft sind sie niedrige, platte Zellen, oft hoch, kugel- oder zapfenförmig und ragen weit gegen das Ektoderm vor. Durch grössere und kleinere protoplasmatische Fortsätze hängen sie mit einander sowie mit den Ektodermzellen und den zwischen Ektoderm und Coelomepithel gelegenen spärlichen Mesenchymzellen zusammen (Fig. 2). Nach den Verhältnissen, wie sie in diesem Gebiete überall zu sehen sind, läge es nahe zu schliessen, dass die zwischen Ektoderm und Coelomepithel sich hier befindenden Zellen als Abkömmlinge des Coelomepithels zu betrachten sind.

Das Nervensystem.

Das Gehirnrohr (Fig. 2, Taf. XXIX, Fig. 16) lässt sich bei dem von mir untersuchten Embryo in drei Abschnitte teilen, das Prosencephalon, das Mesencephalon und das Rhombencephalon.

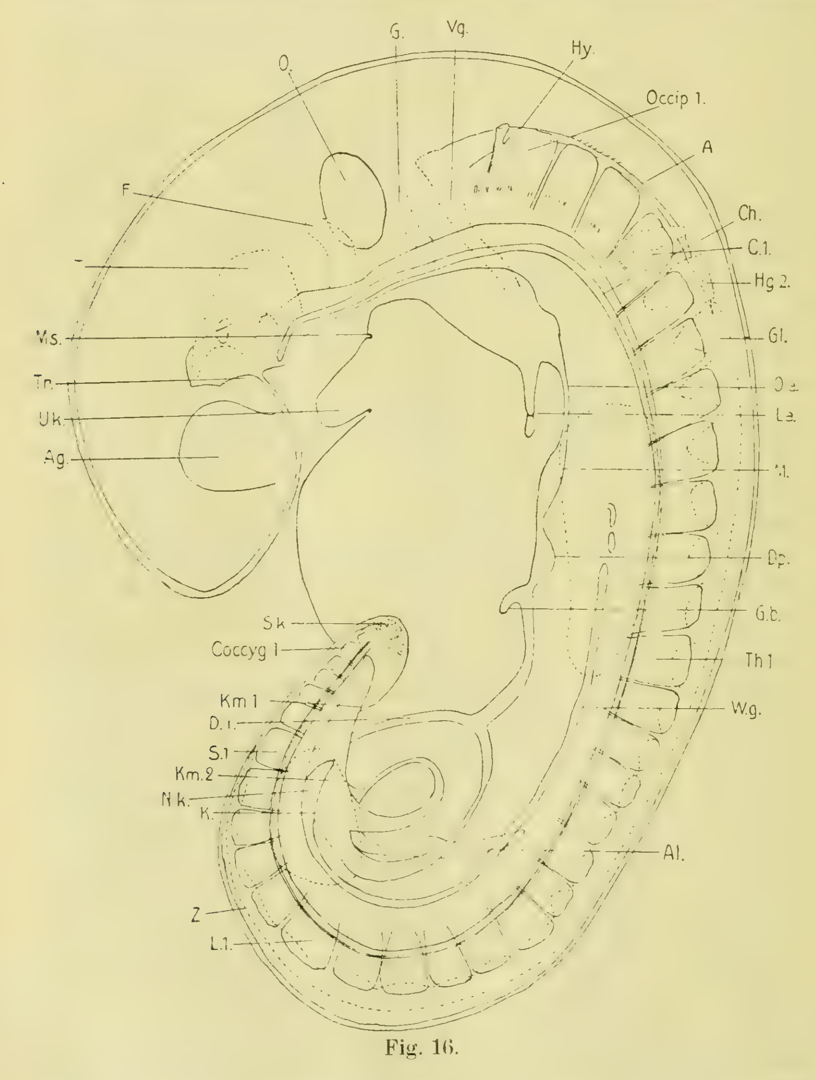


Fig. 16.

Das Rhombencephalon geht ohne bestimmte Grenze in das Medullarrohr über. Das Prosencephalon, primäres Vorderhirn, ist im Recessus olfactorius impar. vorne leicht zugespitzt und

zeigt noch keine Trennung in das secundäre Vorderhirn und das Zwischenhirn. Gegen die Mitte dieses Hirnbläschens nimmt sein sagittaler Durchmesser zu und an seinem Boden gibt es die Augenbläschen ab, mit denen es durch weite runde Öffnungen in Verbindung steht. Hinter den Augenstielen findet sich eine seichte kaudalwärts gerichtete Aussackung, die Trichteranlage. Dorsalwärts sind die seitlichen Hirnwände etwas aufgetrieben und dieser Teil des Vorderhirns geht in das am Querschnitt etwa dreieckige Mittelhirn über. Das Mittelhirn ist weitaus der engste Teil des Hirnrohres und liegt unmittelbar unter der Scheitelbeuge. Es zeigt innen wie aussen keine Besonderheiten

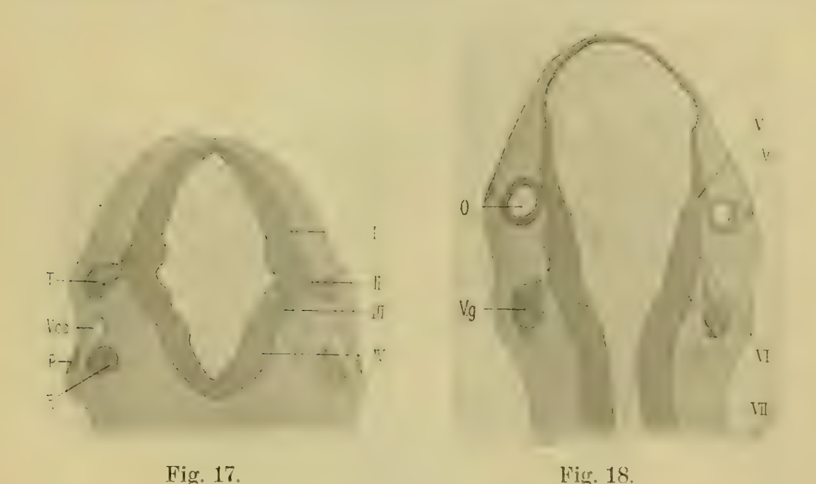


Fig. 17. Fig. 18.

und setzt sich ohne genaue Grenze in das erweiterte Nachhirn fort. Das Nachhirn, bei weitem der geräumigste Abschnitt des Gehirns, ist vorne am umfangreichsten und geht, sich allmählich verjüngend, hinten in das Medullarrohr über. Sein Dach ist beträchtlich verdünnt, glatt und prall über die Lichtung ausgespannt, sein Boden und seine ventrolateralen Wände dagegen zeigen eine regelmässige symmetrische Faltenbildung (Fig. 17—18). Diese innen konkaven, aussen konvexen, dorsoventralwärts verlaufenden Faltungen der Hirnwand werden wir, wie gebräuchlich, als Neuromeren bezeichnen. Es sind von diesen Neuromeren sieben deutlich wahrzunehmen (Fig. 2, Taf. XXIX). Sie entsprechen den „Oblongata Folds“ eins bis sieben von Gage, aber gleichen ihrem Aussehen von aussen her mehr den von Broman (5) beschrie-

benen. Die vorderste, zugleich die kleinste, erreicht den ventralen Rand des Gehirns nicht und ihre kraniale Grenze ist nicht zu bestimmen. Die Kleinhirnanlage entspricht dem dorsalen Teile

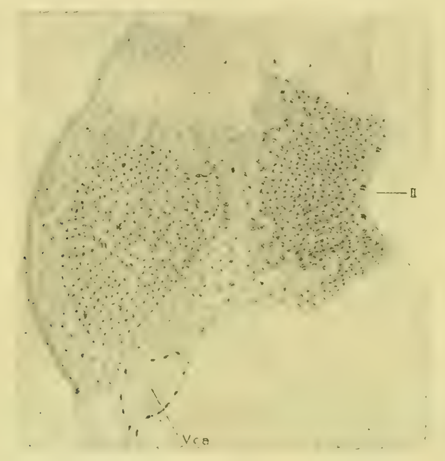


Fig. 19.

dieses Neuromers, weswegen es Kleinhirnneuromer (Kupffer) genannt wird. Das zweite ist hier wie immer das grösste (Fig. 17—19), es ist sehr regelmässig gestaltet und erstreckt sich über die unteren zwei Drittel der Hirnwand. In seinem

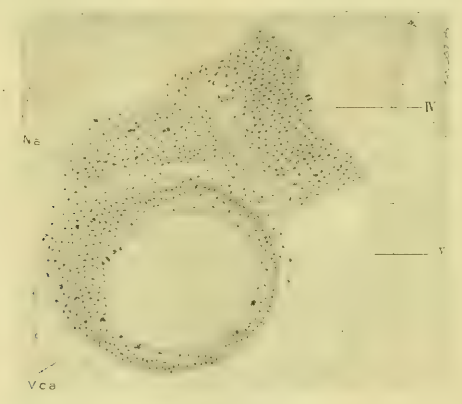


Fig. 20.

Gebiet besitzt das Nachhirn seine grösste Breite. An dieses Neuromer legt sich das Ganglion des Trigeminus an und Fasern von dem Ganglion treten in das Hirn ein. Das Trigeminus-

Ganglion hat hier keine Beziehung zu dem nächsten, dem dritten Neuromer, wie Bradley (2) es für das Schwein angibt. Das dritte Neuromer liegt ungefähr hinter der Mitte des zweiten und reicht nicht zum Boden der Hirnanlage hinab. Das vierte ist breiter ventral wie dorsal (Broman) und am Boden des Gehirns ist es von dem zweiten durch eine seichte Einkerbung getrennt. Eine viel ausgesprochenere Kerbe („notch") an dieser Stelle hat Bremer an einem 4 mm Embryo gefunden. Mit dem vierten Neuromer ist der Acusticofacialis in Verbindung. Diese Verbindung (Fig. 20) findet knapp an der vorderen Grenze des Neuromers statt. Dass diese Grenze nicht überschritten wird, kann ich nicht sagen. Das fünfte Neuromer ist nicht so breit

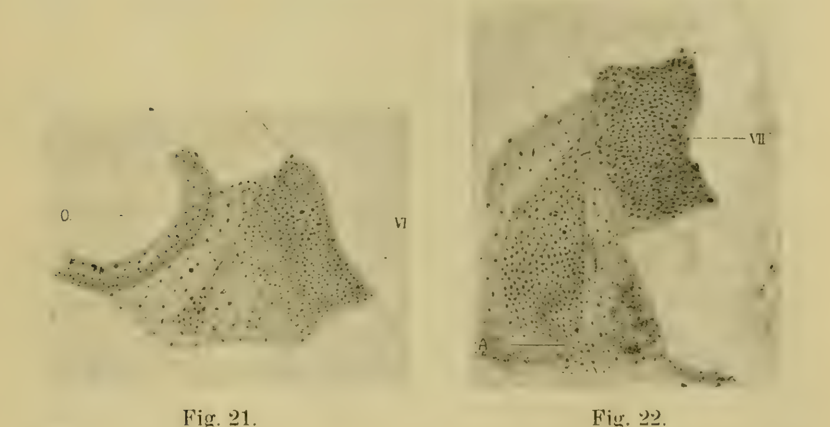


Fig. 21. Fig. 22.

wie das vorige, es erstreckt sich aber weiter dorsal, seinem oberen Ende legt sich das Ohrbläschen an. Die sechste und siebente Neuromeren liegen mehr dorsal an den seitlichen Wänden des Nachhirns. Mit dem sechsten hat der Glossopharyngeus eine wohlentwickelte Verbindung, besonders gegen seine vordere Grenze hin. Das letzte, das siebente Neuromer besitzt keine deutliche kaudale Abgrenzung und mit diesem Neuromer verbindet sich der Vagus. Die Fasern des Vagus, sowie die des Glossopharyngeus sind so angeordnet, dass die ventraler gelegenen näher der vorderen Grenze des Neuromers eintreten. Abgesehen von dem Fehlen einer Beziehung zwischen Trigeminus und dem dritten Neuromer, stimmen diese Befunde also mit den von Bradley für das Schwein erhobenen völlig überein. Innen sind diese Ge-

bilde etwas deutlicher ausgeprägt wie aussen. Die eigentümliche histologische Struktur der Neuromeren (Fig. 19—22) ist am deutlichsten in deren Mitte, verstreicht allmählich dorsal und ventral. Die hier befindliche Anordnung der Zellen ist gegen die äussere Fläche ausgesprochener wie innen, während in der inneren Hälfte der Wand keine genaue Grenze zwischen den benachbarten Neuromeren zu sehen ist. Die Zellen jedes Neuromers sind zu der inneren Konkavität radiär gestellt, so dass an der Grenze zwischen zwei Neuromeren die Zellen unter spitzem Winkel gegen einander stossen. Dies aber findet, wie oben gesagt, nur in der innern Hälfte der Wand statt, in dem äusseren Teile fehlen die Zellkerne an der Grenze zweier Neuromeren mehr oder weniger vollständig, so dass hier ein Einschnitt erfolgt, der Rinne an der äusseren Fläche des Gehirns entsprechend. Nach aussen hin sind die Zellkerne spärlicher und erreichen die Oberfläche nicht, innen, in der Mitte der Konkavitäten ist dies auch der Fall, obwohl viel weniger ausgeprägt, während in den Leisten dazwischen die Kerne dichter stehen und näher den inneren Flächen liegen. Überall finden sich in den innersten Zellschichten zahlreiche Kernteilungsfiguren. Das Medullarrohr ist seitlich abgeplattet, sein Lumen ist zu einer breiten sagittalen Spalte umwandelt. Kaudalwärts wird es allmählich etwas runder, die Lichtung nimmt gleichzeitig zu, und im Schwanzteil hat das Rohr im Durchschnitt eine annähernd mit der Basis dorsal gerichtete dreieckige Gestalt und geht an seinem Ende mit Darmrohr und Chorda in eine gemeinsame Zellmasse über, Gegen das Ende finden sich in der Lichtung Zellmassen und noch näher der Spitze zerfällt die Lichtung in einige unregelmässige Räume, die schliesslich auch aufhören, so dass die Anlage solid wird. Diese Verhältnisse hängen damit zusammen, dass der kaudalste Abschnitt des Medullarrohres sich nicht durch Einfaltung des Ektoderms entwickelt, sondern sich als solider Strang aus der indifferenten Masse der Schwanzknospe differenziert. Dieser solide Teil höhlt sich erst später aus, aber nicht ganz regelmässig, indem mehrere Spalten und Lücken auftreten die dann später zusammenfliessen.

Die paarigen Riechfelder liegen auf den ventrolateralen Seiten des Kopfendes, hinten mehr ventralwärts, nach vorne, wo sie sich beinahe bis zum Ende des Gehirns erstrecken, fast rein lateral. Die Anlagen sind noch nach aussen stark konvex, sie

bestehen aus hohem Epithel in dem die Kerne in mehreren Reihen angeordnet sind. Das Epithel hat in der Mitte eine beträchtliche Dicke und verstreicht von da aus allmählich. Genaue Grenzen lassen sich nicht angeben.

Das Auge (Fig. 2, Taf. XXIX) zeigt den allerersten Anfang des Überganges zum Augenbecher. Seine dem Linsenepithel zugekehrte Aussenfläche ist verdickt, kaum vertieft. In dem Spaltraum zwischen dem Linsenepithel und dem distalen Blatt des Augenbechers finden sich sehr spärliche Mesenchymzellen. Der Stiel der Augenblase ist mit dem ventralsten Teile des Augenbechers verbunden, er besitzt eine weite Lichtung, die nach innen am Boden des Vorderhirns mündet. Das Linsenepithel ist nicht bestimmt abzugrenzen, hat ungefähr dieselbe Ausdehnung wie die unterliegende Augenblase, ist in der Mitte am dicksten und besteht aus einem mehrzeiligen Epithel, dessen Kerne vorwiegend innen gelegen sind. Seine Aussenfläche ist noch sehr schwach konvex. Nach innen zeigen die Zellen oft lange protoplasmatische Fortsätze, auch kommen solche Fortsätze, wenn auch seltener an den Zellen der gegenüber liegenden Wand der Augenblase vor. Diese Fortsätze der Linsenzellen sind identisch mit den von v. Lenhossék (23) und Van Pée (35) ungefähr zur gleichen Zeit entdeckten basalen Zellausläufern. Die Bedeutung dieser Fortsätze wird von den einzelnen Forschern verschieden aufgefasst. Während sie Lenhossék mit der Bildung des Glaskörpers in Zusammenhang bringt, glaubt Rabl (38) in ihnen eine Vorrichtung zu sehen, die eine Besonderheit der Säugetierlinse bildet, und dazu dient, die Tunica vasculosa lentis zu stützen. v. Kölliker (21) hat ihr Vorhandensein vollständig in Abrede gestellt. Da, soviel ich weiss, ähnliche Fortsätze beim Menschen noch nicht beschrieben worden sind, will ich sie hier in Fig. 3, Taf. XXXI, abbilden.

Die Ohrbläschen (Fig. 2, Taf. XXIX, Fig. 20) sind eben von dem Ektoderm abgeschnürt und stellen ovale, pralle, dickwandige Gebilde dar, die in ihren dorsalen Teilen der Hirnwand unmittelbar anliegen, und zwar an den fünften Neuromeren. Ihre Zellen besitzen grosse Kerne, die nahe der Aussenfläche liegen und in zwei bis drei Reihen angeordnet sind. Rostral von dem Ohrbläschen liegt der Acusticofacialis Complex. Nahe dem dorsalen Pol des Bläschens zeigt das Ektoderm eine kleine

Delle, in deren Bereich es auch verdickt ist. Es ist dies die Abschnürungsstelle, und auch für eine Strecke ventralwärts ist hier das Ektoderm deutlich dicker wie in der Umgebung.

Von den Hirnnerven fehlen noch drei, der dritte, vierte und sechste, die drei Augenmuskelnerven.

Das Trigeminusganglion (Fig. 17—19), das grösste Ganglion des Embryos, liegt an der lateralen Wand des Nachhirns in Verbindung mit dem zweiten Neuromer. Er ist im Querschnitt etwa dreieckig, mit einer Spitze dem Gehirn zugekehrt, ventralwärts gehen aus ihm drei Zellenstränge hervor. Der kaudalste, der wenigst entwickelte, N. mandibularis verliert sich in dem

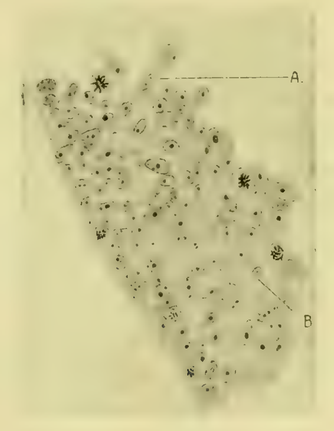


Fig. 23.

oberen Teile des ersten Kiemenbogens. Der mittlere Strang ist etwas weiter in der Richtung des Oberkieferfortsatzes zu verfolgen, N. maxillaris. Die kranialste Nervanlage, auch die kleinste, der N. ophthalmicus ist am weitesten zu verfolgen, sie nimmt ihre Richtung gegen den oberen Rand der Augenblase und ist bis in das Niveau der Trichteranlage zu erkennen. Der N. ophthalmicus ist mit dem N. maxillaris durch einen kleinen Zellenstrang nahe an dessen Ende verbunden.

Das Verhalten des Ektoderms zu diesen Nervanlagen fordert eine besondere Beschreibung. Das Trigeminusganglion liegt dem Ektoderm nahe, nur durch spärliche Mesodermzellen davon getrennt. Obwohl die gut ausgebildeten Placoden der weiter kaudalwärts gelegenen sensiblen Hirnvenen, besonders des Facialis,

hier nicht zu finden sind, glaube ich eine durch die Nachbarschaft des Ganglions veranlasste Verdickung des Ektoderms beschreiben zu dürfen. Dieser immerhin geringen Verdickung sind keine bestimmten Grenzen zu setzen, sie fällt ungefähr mit der Ausdehnung des Ganglions zusammen. Das Epithel kann nicht, mindestens nicht überall, als mehrschichtig bezeichnet werden, seine Zellen sind höher und die Kerne unregelmässiger geordnet wie in der Umgebung. Ich glaube, dass wir diesem Epithelfeld, da es sich zu dem Ganglion verhält wie die Placoden zu ihren Ganglien, d. h. da Zellen aus dem epithelialen Verband des Ektoderms treten und sich den unterliegenden Ganglienzellen zugesellen, den Wert und Namen einer Placode zuschreiben dürfen.

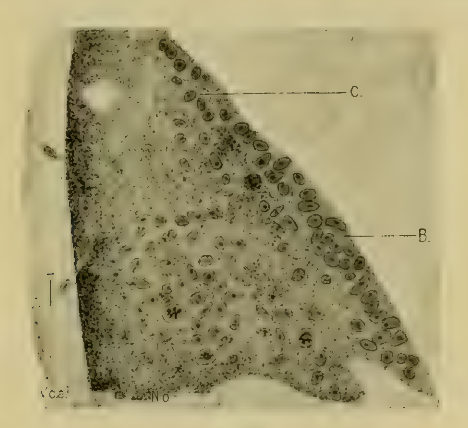


Fig. 24.

Der angedeutete Prozess fängt an, bevor das Ganglion seine drei Zweige abgibt, ist aber distal mehr ausgesprochen und besteht über allen drei Zweigen des Ganglions; man findet hier (Fig. 23) Zellen in allen Übergängen des Heraustretens, kleinere und grössere protoplasmatische Ausläufer, zellige Auswüchse, die unter die Mesodermzellen hineinragen und von deren Spitzen sich Zellen ablösen. Oft wandern die Zellen mehr vereinzelt aus, und man sieht Zellen teilweise aus dem Ektoderm herausragen oder nur durch einen kleinen Fortsatz damit verbunden. Zwischen Ganglion und Ektoderm finden sich oft Zellen, die anscheinend ektodermaler Herkunft sind. In dieser Weise werden zahlreiche Zellen aus dem Ektoderm ausgeschaltet, besonders über den Nn. maxillaris und mandibularis. Über dem N. ophthalmicus

tritt der eben geschilderte Prozess mehr in den Hintergrund, und ein anderer liefert Zellen für diesen Nerv. Das Prinzip aber bleibt dasselbe. Es handelt sich hier um eine in Massen stattfindende Ausschaltung von Zellen aus dem überliegenden Ektoderm. In den Fig. 24—26 erkennt man drei Stadien dieses Vorganges, die aus zwei aufeinander folgenden Schnitten gegeben sind. Bei B in Fig. 24 sieht man die Zellen des sonst kaum verdickten Ektoderms etwas zusammengeballt und fast überall von den anderen abgegrenzt. Diese Zellen besitzen auch grössere protoplasmatische Fortsätze wie andere, und zwischen ihnen kommen oft kleine Lücken vor. Weiter dorsal ist in demselben

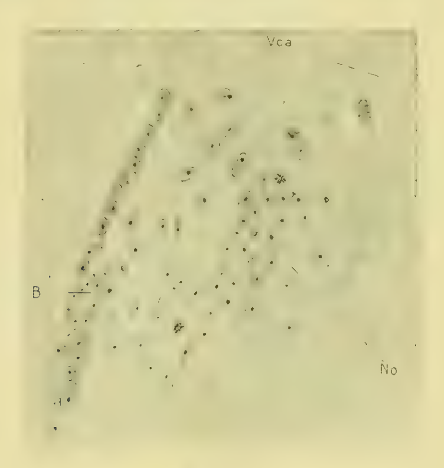


Fig. 25.

Schnitt das nächste Stadium zu sehen. Es ist eine grössere Lücke im Ektoderm entstanden, und die Zellen beginnen sich loszulösen. In Fig. 25 ist der Prozess noch weiter vorgeschritten, und in Fig. 26, die den an Fig. 24 nächstfolgenden Schnitt darstellt, hat das Zellhäufchen nur noch eine geringe Verbindung mit dem Ektoderm; ausserdem sind ab und zu unweit von dem Ektoderm kleine Massen von Zellen zu sehen, von denen man wohl annehmen darf, dass sie einem solchen Vorgang ihr Dasein verdanken. Diese Zellballen kommen links sechsmal, rechts zweimal über dem Verlauf des N. ophthalmicus vor. Auch etwas weiter dorsal unweit von dem kranialen Rande des Trigeminusganglions und einmal im Bereich des linken N. mandibularis habe ich ähnliche Bilder gefunden. Das Schicksal dieser Zellen, die aus dem

Ektoderm über dem Trigeminus und seinen Zweigen austreten, lässt sich freilich aus diesem einzigen Stadium nicht feststellen. Da dieser Prozess nur im Bereiche des Ganglions zu beobachten ist und die Zellen oft fast bis zum Ganglion sich verfolgen lassen, und da bei niederen Tieren in derselben Weise Zellen dem Trigeminus zugesellt werden, nehmen wir an, dass sie zu Nervenzellen werden. Dass sie auch Mesektoderm liefern können, kann man hier nicht ausschliessen. Nach Neumeyer (34) soll keine Verbindung zwischen Trigeminus und Ektoderm bei Säugern vorkommen, und er hebt hervor, dass der Trigeminus „dadurch in einen gewissen Gegensatz zu den aboralwärts von ihm gelegenen Kopfnerven, welche als Gruppe der „Visceralbogennerven im engeren Sinne“ zusammengefasst werden können (Froriep) tritt.“

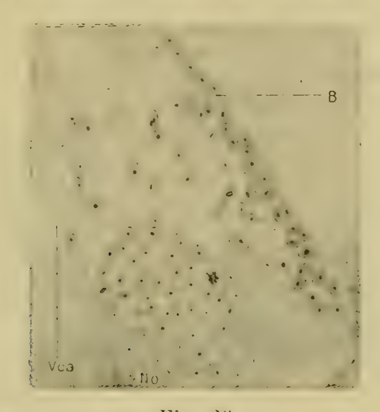


Fig. 26.

Kollmann (20) erwähnt das Vorkommen von Placoden über dem Trigeminus, ohne Bestimmteres zu sagen, bei Säugern. Nach dem oben Mitgeteilten würde beim Menschen der Trigeminus keinen Gegensatz zu den anderen eben genannten Nerven bilden und die Nachuntersuchung dieser Frage auch bei andern Säugern erscheint daher erwünscht.

Der Acusticofacialis Complex (Fig. 20) liegt dicht an der vorderen Wand des Ohrbläschens in engster Beziehung zu dem vierten Neuromer. Die Verbindung mit der Hirnwand findet an der vordersten Grenze des Neuromers statt und an der rechten Seite ist die innen vorspringende Leiste zwischen diesem und dem dritten Neuromer durch eine deutliche Furche geteilt. Zwischen dem Ganglion und dem Ohrbläschen findet sich ein

kleiner Strang von Nervenfasern die sich ventral in eine unschwer abgrenzbare Zellmasse verfolgen lassen und dorsalwärts kaudal von dem Facialis anscheinend in Verbindung mit dem Gehirn treten. Seiner Lage nach. wäre dieser Strang als N. acusticus zu bezeichnen; ventral lässt sich der Facialis bis in den oberen kranialen Teil des zweiten Kiemenbogens verfolgen. Mit dem Facialis steht eine gut entwickelte Placode in Beziehung (Fig 27). Es besteht in diesem Stadium keine Verbindung zwischen Facialis und Ektoderm doch zweifellos treten an einigen Stellen Zellen aus der Placode heraus.

Der Glossopharyngeus steht mit dem sechsten Neuromer in Verbindung (Fig. 21) und wächst kaudal von dem Ohrbläschen



Fig. 27. Fig. 28.

hinab, er ist zuerst durch einige Zellen mit dem Vagus verbunden und wird weiter unten zu einem rundlichen Strang, der dem Ektoderm nahe liegend, in den dritten Kiemenbogen zu verfolgen ist. Die Placode über ihm hängt zunächst mit der des Vagus zusammen, ventral aber sondert sie sich, dem Nerv folgend, von der Vagusplacode und geht auf den dritten Bogen über um sich dort allmählich zu verlieren. Auch hier ist keine Verbindung zwischen Nerv und Placode zu finden doch treten stellenweise Zellen aus dem Ektoderm. Über dem Anfang des Nerven und zwischen ihm und dem Ohrbläschen kommen einige Verdickungen des Ektoderms vor. Sie bestehen nur aus wenigen Zellen, die nur in einem einzigen Schnitt zu sehen sind und sind deutlich

von den benachbarten Zellen zu unterscheiden, ihre Grenze gegen das Mesenchym ist durchaus scharf. Sie sind dicht zusammengedrängt, veranlassen nach innen eine Erhabenheit und zeigen oft eine kleine Vertiefung auf der Oberfläche. Dass diese kleinen Verdickungen alle durch Schrumpfung (Brauer, 3) entstanden sind, glaube ich nicht, da ich sie nur in dieser Gegend gefunden habe. Eine Trennung des Glossopharyngeusganglions in ein Gangl. sup. und inf. ist schwach angedeutet.

Der Vagus steht weiter dorsal wie der Glossopharyngeus mit dem letzten, dem siebten Neuromer in Verbindung (Fig. 18, 22). Er ist anfangs sehr gross, nimmt die von kaudalwärts kommenden Accessoriusfasern auf, und wird zu einem runden Zellstrang, der ventral von der Vena jugularis bis hinter der vierten Kiementasche zu verfolgen ist. Die Verdickung des Ektoderms über diesem Nerv ist nicht so bestimmt abzugrenzen wie bei dem Glossopharyngeus und da die Messodermzellen dicht zusammengedrängt sind und dem Ektoderm anliegen, vermag man wenig von ihren Beziehungen zum Vagus wahrzunehmen, dorsalwärts aber am Anfang der Placode (Fig. 28) ist ein Auswandern von Zellen zu finden.

Die kaudalsten Fasern des Accessorius sind medial von der vorderen Grenze des dritten Spinalganglions zu erkennen, laufen dann im Bogen kranialwärts, immer an Masse zunehmend, von Zellen umschlossen und verbinden sich mit dem kaudalen Teil des Vagusganglions, wo sie nicht weiter abzugrenzen sind. Neben dem zweiten und dritten Occipitalsegmenten ist eine Verbindung dieser Fasern mit dem Gehirn zu finden. Kaudal liegen diese Fasern zuerst als sehr kleine Bündel zwischen Medullarrohr und den dorsalen Wurzeln.

Der Hypoglossus entspringt mit mehreren Wurzeln aus dem ventrolateralen Umfang des Nachhirns im Bereich der drei Occipitalsegmente, seine Wurzeln sind sehr kurz und vereinigen sich noch nicht. Dorsalwärts, über den zweiten und dritten Occipitalsegmenten sich erstreckend, nahe dem Accessorius findet sich ein längliches Häufchen von Ganglionzellen. Es handelt sich hier wahrscheinlich um die Anlage der Ganglien der zweiten und dritten Occipitalsegmente, die später nicht zur Ausbildung kommen.

Bezüglich der vom Gehirn entspringenden, centrifugalen, motorischen, den verschiedenen Gehirnnerven angehörigen Fasern, sowie ihrer Kerne, vermag ich nichts bestimmtes zu finden. Nur beim linken Glossopharyngeus glaube ich eine in der Hirnwand sich befindende Zelle gesehen zu haben, die einen aus dem Gehirn heraustretenden Fortsatz besass.

Von den Spinalganglien (Fig. 16) sind nur die zwei ersten vollständig von der Ganglionleiste abgegliedert. Das erste ist wie gewöhnlich bedeutend kleiner wie das zweite, das eben von der Leiste gelöst ist. Die anderen Ganglien hängen alle dorsal noch mit einander zusammen, so erstreckt sich die Ganglienleiste bis in den Bereich des ersten Sakralurwirbels, über den letzten vier Segmenten ist sie noch in Verbindung mit dem Medullarrohr. Die Form dieser Leiste und die allmähliche Ausbildung der Ganglien ist aus der Fig. 16 zu ersehen. Die ventralen Wurzeln sind sehr kurz, sie sind bis in die untere Rumpfgegend entwickelt und verbinden sich noch nicht zur Bildung von Plexus.

Zum Schluss möchte ich nicht versäumen, an dieser Stelle Herrn Geheimrat Prof. Dr. Wiedersheim meinen besten Dank auszusprechen für die Freundlichkeit mit der er mir einen Platz in seinem Institut zur Verfügung stellte, dann insbesondere gehört mein Dank Herrn Prof. Keibel für den Rat und die Hilfe, mit denen er mir, während meiner Arbeit, immer zur Seite gestanden hat.

Freiburg i. Br., 22. Januar 1907.

Literaturverzeichnis.

1. Born: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Säugetierherzens. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIII, 1889.
2. Bradley: Neuromeres of the Rhombencephalon of the Pig. Review of Neurology and Psychiatry. Sept. 1904.
3. Brauer: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen. IV. Die Entwicklung der beiden Trigeminus-Ganglien. Zool. Jahrbuch, 1904, Festschrift Weissmann.
4. Bremer: Description of a 4 mm human Embryo. Am. Journ. Anat., Vol. V., 1906.

5. Broman: Beschreibung eines menschlichen Embryos von beinahe 3 mm Länge, mit spezieller Bemerkung über die bei demselben befindlichen Hirnfalten. Morph. Arbeiten, Bd. V, 1896.
6. Derselbe: Über die Existenz eines bisher unbekannten Kreislaufes im embryonalen Magen. Anat. Anz., 1903.
7. Fol: Description d'un embryo humain de cinq millimètres et six dixièmes. Recueil zoolog. Suisse, T. I.
8. Gage: A three weeks Human Embryo. Am. Jour. Anat., Vol. IV, 1905.
9. Hammar: Studien über die Entwicklung des Vorderdarms und einiger angrenzenden Organe. I. Abteilung, Allgemeine Morphologie der Schlundspalten beim Menschen. Entwicklung des Mittelohrraumes und des äusseren Gehörganges. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LIX, 1902.
10. His: Anatomie menschlicher Embryonen. Bd. III, Leipzig 1885.
11. Hochstetter: Über die Entwicklung der A. vertebralis beim Kaninchen, nebst Bemerkungen über die Entstehung der Ansa Vieussenii. Morph. Jahrb., Bd. XVI, 1890.
12. Derselbe: Über die Entwicklung der Extremitätsvenen bei den Amnioten. Morph. Jahrb., Bd. XVII, 1891.
13. Derselbe: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. Morph. Jahrb., Bd. XX, 1893.
14. Derselbe: Die Entwicklung des Gefässsystems in dem Hertwigschen Handbuch, 1903.
15. Jankelowitz: Ein junger menschlicher Embryo und die Entwicklung des Pankreas bei demselben. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVI, 1895.
16. Janošík: Zwei junge menschliche Embryonen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXX, 1887.
17. Kaestner: Über die allgemeine Entwicklung der Rumpf- und Schwanzmuskulatur bei Wirbeltieren. Mit besonderer Berücksichtigung der Selachier. Arch. f. Anat., 1892.
18. Keibel: Zur Entwicklungsgeschichte des Urogenitalapparates von Echidua aculeata var. typica. Semon. Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Jena 1904.
19. Kollmann: Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen von 13 bis 35 Urwirbeln. Arch. f. Anat., 1891
20. Derselbe: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1898.
21. v. Kölliker: Die Entwicklung und Bedeutung des Glaskörpers. Zeitschrift wiss. Zool., Bd. LXXVI, 1904.
22. Lehmann: On the embryonic history of the aortic arches in Mammals. Anat. Anz., 1905.
23. v. Lenhossék. Die Entwicklung des Glaskörpers. Leipzig 1903.
24. Lewis: The Development of the Arm in Man. Am. Jour. Anat., Vol. I. 1901.
25. Derselbe: The Development of the Vena cava inferior. Ibid.
26. Mac Callum: Notes on the Wolffian Body of Higher Mammals. Am. Jour. Anat., Vol. I, 1901.
27. Mall: A Human Embryo twenty-six days old. Jour. of Morph., Vol. V. 1891.

28. Derselbe: Development of the Human Coelom. Jour. of Morph., Vol. XII, 1892.
29. Derselbe: On the Development of the Blood vessels of the Brain in the Human Embryo. Am. Jour. Anat., Vol. IV, 1905.
30. Derselbe: A study of the structural unit of the Liver. Am. Jour. Anat., Vol. V. 1906.
31. Meyer, Robert: Über die Beziehung der Urnierenkanälchen zum Coelomepithel nach Untersuchungen an Meerschweinchen-Embryonen. Anat. Anz., 1904.
32. Miller: The Development of the Postcaval Vein in Birds. Am. Jour. Anat., Vol. II. 1903.
33. Mollier: Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. II. Das Cheiropterygium. Anat. Hefte, Bd. V, 1895.
34. Neumeyer: Histogenese und Morphogenese des peripheren Nervensystems der Spinalganglien und des Nervus sympathicus in dem Hertwigschen Handbuch. 1906.
35. Van Pée: Recherches sur l'origine du corps vitré. Arch. d. Biol., T. XIX, 1902.
36. Phisalix: Etude d'un embryo humain de 10 millimètres. Arch. d. Zool. Expér. et générale, 2 Ser., T. VI. 1888.
37. Piper: Ein menschlicher Embryo von 6:8 mm Nackenlänge. Arch. f. Anat., 1900.
38. Rabl, C.: Zur Frage nach der Entwicklung des Glaskörpers. Anat. Anz., Bd. XXII, 1902.
39. Ravn: Über die Bildung einer Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle in Säugetierembryonen. Arch. f. Anat., 1889.
40. Tandler: Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfarterien bei den Mammalia. Morph. Jahrb., Bd. XXX, 1902.
41. Derselbe: Zur Entwicklungsgeschichte der menschlichen Darmarterien. Anat. Hefte, Bd. XXIII, 1903.
42. Uskow: Über die Entwicklung des Zwerchfells, des Pericardiums und des Coeloms. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXII, 1883.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIX, XXX und XXXI.

Tafel XXIX.

Fig. 1. Das Modell des Embryos. Vergr. 30 : 1.

Fig. 2. Dasselbe Modell, das, abgesehen von dem Nervenrohr und dem Stiel des Dottersackes, im Sagittalschnitt dargestellt ist. Für die Zweige der Aorta, A. d. siehe Fig. 13 im Text. Der Pfeil gibt die Schnittrichtung an.

A. = Teilungsstelle der Aorta mit Ursprung der ersten Bogen.
Ad. = Dorsale Aorta mit ventralen und rechtsseitigen segmentalen Ästen.
Ag. = Augenbecher.

All. = Allantoisgang.
A. u d. = Ursprung der rechten Nabelarterie.
Ch. = Chorda, deren kraniales Ende der Hypophysentasche dicht anliegt.
D. i. = Ductus vitellointestinalis. Kranial von ihm liegen die zwei Dottervenen, die linke im Querschnitt, die rechte mehr längs getroffen und unmittelbar dorsokranial von der letzteren ist die kaudale Verbindung der Dottervenen durchgeschnitten. Links von dem Ductus vitel. sind zwei der Dottersackarterien quergeschnitten.
D. p. = Dorsales pankreas, kaudal von welchem die doppelte dorsale Verbindung der Dottervenen zu sehen ist.
Gb. = Gallenblase. Ventralwärts ein Zweig der linken Nabelvene im Querschnitt.
K. = Kloake.
Kd. = Kiemendarm.
L. = Leber, dorsal von ihr ist der ventrale Teil des kranialen Venenringes durchgeschnitten.
M. = Magen.
O. = Ohrbläschen.
Oe. = Oesophagus.
Ph. = Pericardialhöhle.
R. = Recessus sup. sacci omenti, angeschnitten.
Sv. = Sinus venosus.
T_4. = Vierte Kiementasche.
Ta. = Tracheaanlage.
Th. = Thyroidea.
Tr. = Trichter, ventral davon Hypophysentasche.
V. = Verbindungen der Schwanzarterien.
Vp. = Ventrales Pankreas.
Wg. = Mündung des rechten Wolffschen Ganges.
1—7 = Erstes bis siebentes Neuromeren, das fünfte liegt unter dem Ohrbläschen.

Tafel XXX.

Fig. 1. Modell des Herzens. Vergr. 30 : 1. Von ventral und ein wenig kranial gesehen.

Fig. 2. Dasselbe von kaudodorsalwärts und etwas von links.

D. v. A. = Ductus venosus Aurantii. Endstück siehe Text.
L. h. = Linkes Horn des Sinus venosus.
L. v. = Linker Vorhof.
M. p. = Mesocardium post. mit der Ausdehnung des muskelfreien Feldes, punktiert angegeben. An der linken Seite des Mesocardiums ist eine tiefe Grube, die innen das Sept. primum bildet.
R. h. = Rechtes erweitertes Horn des Sinus venosus.
R. v. = Rechter Vorhof.

V. = Ventrikel.
V. c. a. s. = Vena card. ant. sin.
V. c. a. d. = „ „ „ dext.
V. c. p. s. = „ „ post. sin.
V. c. p. d. = „ „ „ dext.
V. o. s. = „ omphmes sin.
V. o. d. = „ „ dext.
V. u. s. = „ umb. sin.
V. u. d. = „ „ dext.
Ven. = Venen, drei nach links, die in den Sinus ven. einmünden.

Fig. 3. Modell der Pankreasanlagen, Vergr. 100 : 1, von rechts und ein wenig kranial gesehen.
D. = Duodenum.
D. p. = Dorsale Pankreasanlage.
G. b. = Gallenblase.
R. v. p. (?) = Rechte ventrale Pankreasanlage.
V. p. = Vereinigte ventrale Pankreasanlagen.
Z. = Zusammenhang der Leber mit dem Darm durchgeschnitten.

Fig. 4. Dasselbe von links und etwas kaudal gesehen.
L. v. p. (?) = Linke ventrale Pankreasanlage.
Andere Bezeichnungen wie in Fig. 3.

Fig. 5. Modell eines Glomerulus und Kanälchen aus dem rechten Wolffschen Körper, von dorsal und kranial gesehen. Vergr. 150 : 1. Das Epithel des Wolffschen Körpers und der Wolffsche Gang bis zur Einmündungsstelle des zunächst kranialwärts folgenden Kanälchen sind auch dargestellt.

Fig. 6. Kiemendarm von dorsal gesehen. Vergr. 50 : 1.
D. = Dorsale Verlängerung der linken ersten Tasche.
D_1, D_2, D_3 = Dorsale Verlängerungen der drei rechten Taschen.
F_1, F_2, F_3, = Erste bis dritte Kiemenfurche.
Hy. = Hypophysentasche.
I. c. = Impressio cochlearis.
M. = Mundwinkel.
S. = Schlundkopf.
T_4. = Vierte Tasche.

Fig. 7. Derselbe von ventralwärts.
A. = Zellige Auswüchse hinter der letzten Kiemenfurche.
F_1, F_2, F_3 = Erste bis dritte Kiemenfurche.
Hy. = Hypophysentasche.
M. -- Mund.
S. = Schlundkopf.
Th. = Thyrioidea.
T. i. = Tuberculum impar, zwischen den Verlängerungen der ersten Taschen.
T_1, T_2, T_3, T_4 = Kiementaschen.
V. = Ventrale Verlängerung der ersten Tasche.
$\times$ = Ende der vierten Tasche (siehe Text).

Tafel XXXI.

Fig. 1. Dorsoventraler Schnitt durch das kraniale Ende des rechten achten Halsmyotoms, von kranialwärts gesehen. × 230.

A. = Kleiner, zugespitzter gegen die Extremitätsanlage gerichteter Auswuchs der Cutisplatte.
B. = Beteiligung der Cutisplattenzellen an der Ausbildung der Muskelplatte.
C. = Der lateral von der Urnierenfalte gelegene Coelomrecessus.
Cp. = Cutisplatte, deren Zellen hauptsächlich längs getroffen.
Ext. = Vordere Extremität.
F. = Einer der von der Cutisplatte entspringenden zum Ektoderm sich erstreckenden Fortsätze.
M. = Myocölrest.
Mp. = Muskelplatte, die Kerne sind klein, weil sie quergeschnitten sind.
N. = Herantretender Nerv.
S. = Sclerotomzellen, die sich von der umgeschlagenen äusseren Platte ablösen.
V. c. p. = V. card. post.

Fig. 2. Dorsoventraler Schnitt gegen das kaudale Ende des zweiten rechten Sacralurwirbels, von kaudalwärts gesehen. × 230. Die Sclerotomzellen hängen noch ziemlich dicht zusammen.

A. c. d. = Art. caudalis dext.
Ch. = Chorda.
G. = Gefäss.
M. = Medullarrohr.

Fig. 3. Schnitt durch den ventralen Teil des Linsenepithels und des Augenbechers. × 465.

A. = Distales Blatt des Augenbechers.
B. = Basaler Fortsatz der Linsenzellen.
L. = Linsenepithel, das zahlreiche kleine Fortsätze nach innen schickt, deren einer mit einem ähnlichen Fortsatz der Augenbecherzellen in Zusammenhang steht. Auch ventral findet sich eine Verbindung zwischen einer Mesodermzelle und Linsenepithel.
M. = Mesenchymzellen.

Fig. 4. Urgeschlechtszelle aus dem medialen Teile der rechten Urnierenfalte, dem kranialen Rande des ersten Rumpfmyotoms gegenüber. × 1000.

Erklärung der Textfiguren.

Fig. 1. Über dem Dache des Prosencephalon liegendes Ektoderm. × 465.

Fig. 2. Schnitt durch die Pericardialhöhlenwand. × 465. E = Ektoderm. C. = Coelomepithel, das vielfach mit den Ektodermzellen sowie mit den zwischen den zwei Epithelschichten befindlichen Mesenchymzellen durch zahlreiche Fortsätze in Verbindung steht, z. B. bei V.

Fig. 3. Schnitt durch das den linken dritten Kiemenbogen überziehende Ektoderm. × 465.

Fig. 4. Ektoderm von der dorsalen Fläche der linken vorderen Extremität. × 465.

Fig. 5. Ein Stück desselben Schnittes, der für Fig. 4 diente um das Ektoderm der volaren Fläche zu zeigen. × 465.

Fig. 6. Spitze der Extremitätanlage (aus dem gleichen Schnitt wie Fig. 4—5. × 465. G = Gefässe.

Fig. 7. Querschnitt durch die Kloake ungefähr in der Höhe des ersten Sakralsegmentes. × 465. Kl. = Kloake, deren Entoderm ventral dünner ist. Km. = Kloakenmembran, deren Ektoderm noch stärker verdünnt ist. E. = Ektoderm der ventralen Körperfläche.

Fig. 8. Halbschematischer Durchschnitt (× 55) nahe dem kranialen Rande des rechten achten Halsmyotoms um das Verhalten der sogenannten Knospe (K) zur Extremität zu zeigen. A. = Aorta. D. = Duodenum. E. = Vordere Extremität. G. = siebentes Halsganglion. K. = Knospe von dem ventralen kranialen Umfang des achten Halsmyotoms (M). U. = Urnierenfalte, mit V. card. post., V. subcard. Urnierengang und einem angeschnittenen Kanälchen. V. = Eine der zwei dorsal vom Darm gelegenen Verbindungen der Dottervenen.

Fig. 9. Derselbe Schnitt wie Fig. 8 (× 230). C = Coelom. E. = Extremitätenanlage. G. = Gefäss. K. = Knospe, deren Oberfläche zackig uneben ist. M. = Myocöl mit schwacher Andeutung einer Fortsetzung in die Knospe hinein. V. c. p. = Vena card. post.

Fig. 10. Der auf Fig. 9 nächst folgende Schnitt. Erklärungen wie bei Fig. 9. Das Myocöl besitzt eine deutliche Fortsetzung in die Knospe hinein und von dem ventralen Umfang der letzten lösen sich offenbar Zellen ab. Bei A keine erkennbare Grenze zwischen Myotom und Zellen der Extremitätanlage.

Fig. 11. Venensystem von der linken Seite. × 30. A. = Accessoriusfasern. C. 1. = erstes Halssegment. Coccyg. 1. = erstes Coccygealsegment. D. C. s. = Ductus Cuvieri sin. F. = Facialis. G. = Glossopharyngeus. L. 1. = erstes Lumbalsegment. O. = Ohrbläschen. Occip. 1 = erstes Occipitalsegment. S. 1 = erstes Sacralsegment. T. = Trigeminus. Th. 1 = erstes Thorakalsegment. V. = Verbindung der linken Nabelvene mit dem Leberkreislauf. V. c. a. = Vena card. ant. V. c. p. = Vena card. post. Vg. = Vagus. V. i. = V. ischi-

adica. V. u. s. = Vena umb. sin. V. u. s. = Rest des ursprünglichen Verlauf zum Sinus venosus. V. s. = Vena subclavia. X. = Das von der vorderen Bauchwand kommende Gefäss (S. 523).

Fig. 12. Schematische Darstellung des Leberkreislaufes. × 50. D. = Darm. D. v. A. = Ductus venosus Arantii. S. v. l. = Sinus venosus. linkes Horn. (Mit Mündung der linken Nabelvene und des Endstückes der linken Dottervene.) S. v. r. = Sinus venosus, rechtes Horn. (Mit Mündung der rechten Nabel- und Dottervene und des Ductus venosus Arantii. V. = Verbindung zwischen Ductus Arantii und dem Endstück der linken Dottervene. V. o. d. = Vena omphmes. dext. V. o. s. = sinistra. V. u. d. = Vena umb. dext. V. u. s. = sinistra. 1. 2. 3. = Die drei Verbindungen der Dottervenen. In 2. mündet eine Vena mesenterica.

Fig. 13. Arterien und Darmsystem von der linken Seite. × 30. Erklärungen die in Fig. 11 nicht vorkommen. A. c. = Art. coeliaca. A. c. a. = Art. cerebralis ant. (med.). A. c. s. = Art. caudalis sin. Ag. = Auge. Al. = Allantois. A. m. i. = Art. mes. inf. A. o. = Art. ophthalmica. A. omph. = Art. omphalomesenterica (mit drei Wurzeln). A p. = Art. pulmonalis. A. s. = Art. subclavia. A. u. s. = Art. umb. sin. (S. 536). A. v. = Art. vertrebalis. B. 1, 2, 3, 4., 6 = Aortenbogen 1, 2, 3, 4, 6. Ca. 1 = erste Cervicalarterie. Cd. = Caudaldarm. Dp. = Dorsales pankreas. Di. = Ductus vitellointestinalis. Gb. = Gallenblase. Ha. = Hypoglossusarterie. Ib. = Inselbildung. Ka. 2 = zweite Kopfarterie. La. = Lungenanlage. M. = Magen. Oe. = Oesophagus. T. a. = Truncus arteriosus. Uk. = Unterkiefer. V. = Fragliche Verbindung der vertebralis und car. int.

Fig. 14. Schnitt durch das Mesocardium post (× 380) um das muskelfreie Feld zu zeigen. C. e. Coelomepithel das rechts durch die Anlage der linken Sinusklappe (S. k.) in die linke Wand (S. w.) des Sinus venosus (S. v.) übergeht; links durch die verdickte vorspringende Falte (Septum primum S. p.) in die muskulöse Wand (H.) des linken Vorhofes (L. v.) übergeht. H. e. = Herzendothel. M. = Masse von Muskelzelien. T. = Teilungsstelle der Trachea. Rechts lösen sich Zellen von dem Herzendothel los.

Fig. 15. Halbschematische Rekonstruktion des rechten Mesonephros. × 30. (Siehe Text S. 544.) C. 5 = fünftes Halssegment C. s. = Craniales Stück des Wolffschen Ganges mit freiem Glomerulus. K. = Kloake. L. 1 = erstes Lumbalsegment. Nk. = Nierenknospe. N. s. = Nephrogener Strang. L. 1 = erstes Lumbalsegment. Th. 1 = erstes Thorakalsegment.

Fig. 16. Nervensystem. Darmrohr und Wolffscher Gang von links. × 30. Erklärungen abgesehen von Fig. 11—13. Ch. = Chorda. Gl. = Ganglienleiste. Hg. 2 = zweites Halsganglion. Hy. = Hypoglossuswurzeln. Zwischen Km. ¹ und Km. ² = Kloakenmembran. K. = Kloake. M. s. = Mediale Schilddrüse. Nk. = Nierenknospen-

anlage. T. = Trichter. Von Z an ist die Ganglienleiste in Zusammenhang mit dem Medullarrohr.

Fig. 17. Schnitt durch den kranialen Teil des Nachhirns. × 30. I, II, III, IV = Neuromeren 1—4. F. = Facialis. P. = Placode des Facialis. T. = Trigeminus. V. c. a. = V. card. ant.

Fig. 18. Schnitt weiter dorsal wie Fig. 17. × 30. V, VI, VII = Neuromeren 5—7. O = Ohrbläschen. V = Verdickung des Ektoderms dort, wo das Ohrbläschen von ihm eben abgeschnürt ist. Vg. = Vagus.

Fig. 19. Linkes Trigeminusganglion mit zweitem Neuromer. × 100. V. c. a. = V. card. ant. II = zweites Neuromer.

Fig. 20. Linker Acusticofaciales Complex mit viertem Neuromer und Ohrbläschen. × 100. IV, V = Viertes und fünftes Neuromer. N. a. = N. acustius. V. c. a. = V. card. ant.

Fig. 21. Verbindung des linken Glossopharyngeus mit dem sechsten Neuromer. × 100. O. = Ohrbläschen. VI = sechstes Neuromer.

Fig. 22. Vagusganglion in Verbindung mit dem siebenten Neuromer. × 100. A. = Accessorius Fasern. VII = siebentes Neuromer.

Fig. 23. Schnitt durch das Ektoderm über dem linken N. mandibularis. × 325. Bei A. sieht man eine bis an die Nervanlage heranreichende Zellkette. Ähnliches bei B.

Fig. 24. Ektoderm über dem rechten N. ophthalmicus. × 325. B = sogenannter Zellball, erstes Stadium. C. = zweites Stadium. Eine grosse Lücke ist im Ektoderm entstanden. Eine Zelle ist teilweise abgelöst. N. o. = N. ophthalmicus. V. c. a. = V. card. ant.

Fig. 25. Ektoderm über dem linken N. ophthalmicus. × 325. B. = drittes Stadium des Zellballes. Eine Lücke besteht im Ektoderm und die ganze Zellmasse fängt an sich abzulösen.

Fig. 26. Der an Fig. 24 nächst folgende Schnitt. × 325. B. = Zellball der fast vollständig vom Ektoderm abgelöst ist.

Fig. 27. Placode des Facialis. × 325. Bei A. an dem rostalen Umfang fehlt eine scharfe Grenze und eine Auswanderung von Zellen ist wahrscheinlich. N. f. = N. facialis.

Fig. 28. Schnitt durch den dorsalsten Teil der linken Vagusplacode. Das Ektoderm sendet bei A. einen grossen zelligen Auswuchs gegen den Vagus (N. v.) aus, von dessen Spitze Zellen sich loslösen.

Die Entwicklung des Eies der Mäuse
(Mus musculus var. alba u. Mus rattus albus)
von den ersten Furchungs-Phänomenen bis zur Festsetzung der Allantois an der Ectoplacentarplatte.

Von

Dr. **Konst. Melissinos.**

Privatdocent der Anatomie u. Histologie und Prosektor an dem path.-anat. Institut in Athen.

Hierzu Tafel XXXII—XXXIV und 7 Textfiguren.

Vor einiger Zeit veröffentlichte ich in dieser Zeitschrift eine Studie[1]), die einen Abschnitt aus meiner im Jahre 1900 begonnenen Arbeit über die Placentarperiode bei einigen Nagern (Kaninchen, Meerschweinchen, Maus) im Verhältnis zu der in bestimmten Zeitabschnitten erfolgenden Entwicklung des Embryos bildete.

Meine Arbeit würde für einige Zeit durch die im Jahre 1903 veröffentlichte, denselben Gegenstand behandelnde, sehr eingehende Arbeit des Prof. Sobotta[2]) bis zur Erwerbung von zahlreicherem Material unterbrochen, durch welches die Widersprüche zwischen meinen Beobachtungen und Sobottas Ausführungen aufgeklärt werden sollten. Ganz besonders einige Punkte, nämlich die Zeit des Eintritts des gefurchten Mäuseeies in den Uterus, die Bildung der Keimhöhle und die Konservierung der Zona pellucida, die Lagerung des Eies im Uterus, die Bildung des Eicylinders, des Dotterblatts, des Ectoplacentarconus, und das Schicksal der äusseren Eischale, die Art und Weise der Teilung des Eicylinders in einen antimesometralen und mesometralen Abschnitt infolge der Bildung des Mesoderms, das erste Erscheinen der Amnionfalte und mehreres andere, was im Fortgange meiner Arbeit auseinandergesetzt werden wird, sind

[1]) Über die Fettkörnchen und ihre Bildung in der Placenta bei den Nagern und der Katze Arch. f. Mikr. Anat. u. Entw. Bd. 67.

[2]) Die Entwicklung des Eies der Maus etc. Arch. f. Mikr. Anat. u. Entw. Bd. 61.

von Sobotta abweichend vorgetragen worden, und kann ich mit diesen Abweichungen nicht übereinstimmen.

Im Vertrauen auf die von mir befolgte Methode sammelte ich mein Material[1]) von Mäusen (Mus musculus var. alba und Mus rattus albus), indem ich mich nach dem Erscheinen des Vaginalpfropfens richtete, und erhielt auf diesem Wege eine vollständige Serie von der Eifurchung in bestimmten Perioden, von dem Eintritt des Eies in den Uterus und von seiner weiteren Entwickelung in ihm. Indessen nötigte mich der Fortschritt meiner Arbeit, welche sich somit auch stark auf die ursprünglichen Phänomene der Bildung des Mäuseeies ausdehnte, mich von meinem ursprünglichen Thema weit zu entfernen, weshalb ich es in zwei Teile teilte, in denjenigen über die Eibildung von mus musculus var. alba und mus ratus alb. und in jenen über Placenta-Bildung.

Hiervon veröffentliche ich heute den Teil über Bildung des Mäuseeies, behalte mir aber die Veröffentlichung des Teiles über die Placenta für die nächste Zukunft vor. Mein Material an Kaninchen und Meerschweinchen konnte ich bis jetzt nicht bearbeiten.

Die Ergebnisse meiner Arbeit bestätigen zum Teil die Arbeiten von Sobotta und anderen früheren Autoren, zum Teil ergänzen sie dieselben in mehreren Punkten oder berichtigen sie in mancher Hinsicht.

Meine ganze Arbeit teile ich in folgende drei Kapitel:

A. Beobachtungen über die Phänomene der Befruchtung und Furchung des Eies der weissen Maus (Mus musculus var. alba u. Mus rattus albus) bis zum Eintritt in den Uterus.

B. Beobachtungen über die weitere Eifurchung im Uterus, über die Ab- oder die Nichtabstossung der Zona pellucida in demselben, über die erste Bildung des Eicylinders und seiner Höhlungen, über das Schicksal der äusseren Keimblasenschale, und über einige andere Vorkommnisse bis zum siebenten Tage.

---

[1]) Glücklicherweise bemerke ich, dass auch Sobotta in seiner Arbeit vom Jahre 1903 dieselbe befolgt, während er in seiner früheren „Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus", Arch. f. Mikr. Anat., Bd. 45, eine andere befolgte, welche er als die passendere ansah.

C. Beobachtungen über die erste Entstehung des Mesoderms und seiner Erzeugnisse, und über die dadurch bewirkte Sonderung des ganzen Eicylinders in einen antimesometralen Abschnitt oder ein embryonales Ektoderm und in einen mesometralen, wodurch ausser anderem sich eine Ektoplacentarplatte bildet, welche mit dem Ektoplacentarconus zusammenhängt.

Material und Untersuchungsmethode.

Als Material benutzte ich für mein Thema die Uterushörner der weissen Maus (Mus rattus albus und Mus musculus var. alba). Ursprünglich experimentierte ich mit Mus rattus albus; ich erwarb Uterushörner von zirka 80 gut begatteten Tieren aber wegen der Schwierigkeit der genauen Bestimmung des Vaginalpfropfens, des grossen Zeitverlustes bei Beschaffung langer Hörner und ziemlich grosser Anschwellungen und, um meine Zweifel über die Bestimmung der Zeitdauer der verschiedenen Stadien und des für mich sehr interessanten Eintritts des Eies in den Uterus und über die Bildung der Placenta bei diesen Tieren zu lösen, dehnte ich meine Untersuchungen auch auf Mus musc. v. alba aus. In der Tat begatten sich diese Tiere sehr regelmässig und sind nur sehr wenige Misserfolge zu verzeichnen bezüglich der Erscheinung des Vaginalpfropfens.

Da die Uterushörner hier kurz und ihre Anschwellungen sehr klein sind, erleichtern sie auch das Experimentieren.

Die Beschaffung des Materials geschah auf folgende Weise:

Zuerst benützte ich ganz junge und noch nicht vielwurfige Tiere. Die meisten Uterushörner wurden von Tieren genommen, die nach der Begattung am 29. Tage seit dem ersten Wurf und nach Beglaubigung des Vaginalpfropfens getötet waren. Genügende Uterushörner wurden auch nach der Methode Sobotta gewonnen, nämlich von Tieren, die im Begattungszustande am 20. und 21. Tage nach dem ersten Wurf und nach der Beglaubigung des Vaginalpfropfens getötet waren. Die Beobachtung des richtigen Zeitpunktes ist ein wenig schwerer bei Mus ratus albus, leichter bei Mus musculus; es genügt bei letzterem oft eine Kontrolle innerhalb 24 Stunden. Auch Sobotta führt dieses an. Ich beobachtete persönlich die Tiere in drei verschiedenen Perioden innerhalb des Zeitraumes von 24 Stunden, nämlich um 6 Uhr

früh, 2 Uhr nachmittags und um 10 Uhr nachts und verzeichnete in demselben Protokoll Tag und Stunde des Erscheinens des Pfropfens. Durch die von Sobotta in seiner Publikation vom Jahre 1895 angegebene Methode, welche auch von Burckhard angewendet wurde, erhielt ich leider weniger gute Resultate. Ich hatte mich derselben besonders in den ersten Jahren der Beschaffung meines Materials bedient, und da ich bemerkte, dass die Tiere entweder am 20. und 21. Tage sich nicht regelmässig begatteten, sondern die Begattung öfters später geschah, änderte ich das Verfahren durch die andere Methode, nämlich durch das Belegen der Tiere am 29. Tage nach dem ersten Wurf.

Die Bearbeitung der durch die zweite Methode gewonnenen Präparate überzeugte mich, dass ein Misslingen der Bestimmung des Empfängnistages sehr selten erfolgte im Gegensatz zum Verfahren nach Sobotta und Burkhard.

Also geschah die Beschaffung meines Materials, wie das auch weiter unten klar werden wird, mit fast mathematischer Präzision, und halte ich hier jede Einrede für unstatthaft.

Um den Zweck meiner Arbeit zu erreichen, benützte ich bis heute im ganzen 383 Tiere, bei denen der Vaginalpfropfen sicher festgestellt wurde. 357 Tiere hatten deutlich die Merkmale der Empfängnis, d. h. sie hatten mit dem Vaginalpfropfen in den Eileitern oder in den Uterushörnern das zugehörige Ei; die übrigen zeigten entweder nichts, oder auch das Ei degeneriert, wahrscheinlich infolge seines Nichtzusammentreffens mit Spermatozoen. Von den 383 Tieren gehörten 80 zu Mus ratus albus, der Rest zu Mus musculus v. alba.

Nach vorhergehender Chloroformierung der Tiere, aus den bekannten Gründen bezüglich Blutverlustes und zur Lösung der Zweifel der zwischen Ei und Uterushöhle sich zeigenden Blutergüsse (Sobotta etc.), entfernte ich schnell ihre Uterushörner mit dem Eierstock und band sie an beiden Enden auf einem Hölzchen fest nach vorhergehender leichter Spannung derselben, welche 6 mm nicht überstieg. Diese leichte und gradlinige Spannung der Uterushörner gab mir gute Resultate bei Bestimmung der Schnittrichtung und Lage der Eier, und tat es mir leid um jene, welche ich ohne Spannung liess. Dieses empfehle ich besonders für die ursprünglichen Stadien bis zum fünften Tage. Zwar mehrte sich mein Vorbereitungsmaterial, aber manche Ergebnisse bei

der Prüfung meiner Präparate überzeugten mich von der Trefflichkeit dieser Methode.

Behufs Fixierung brachte ich die Uterushörner teils in Zenkersche Flüssigkeit, teils in Hermannsche oder Flemmingsche Flüssigkeit. Die weitere Bearbeitung des Materials zu beschreiben, erachte ich für überflüssig, da ich sie schon in meiner früheren Abhandlung „Über Fettkörnchen etc.“ sehr ausführlich beschrieben habe. Die Färbung der 10—15 μ dicken horizontalen und länglichen Serienschnitte der Uterushörner oder auch der zerschnittenen Uterusanschwellungen geschah mit Hämatoxylin Harris und alkoholischem Eosin, oder Safraninlichtgrün, oder auch mit Neutralrot; letztere Färbung gab mir besonders gute Resultate für die Dotterblattschicht. Jede Bearbeitung der Deckgläschen mit den zugehörigen Serienschnitten erfolgte in meinem eigenen Apparat, welchen ich in der Zeitschrift f. wiss. Mikr.[1]) mitgeteilt habe, und welcher mir, wie ich bekennen muss, die grössten Dienste für schnelles und sparsames Bearbeiten des Materials leistete. Ohne ihn wäre mir bis heute die Vollendung der Arbeit bei einem so reichhaltigen Material absolut unmöglich gewesen.

Bei meiner Untersuchung photographierte ich ziemlich viele Eier in ihren verschiedenen Entwicklungsstadien und von diesen kopierte und färbte ich sodann etliche nach den verschiedenen Bestandteilen wie solche sich unter dem Mikroskop darstellen.

Zum Schluss meiner Ausführungen über Material und sonstige Präpariermethoden erachte ich es für nötig, noch auf folgende Punkte aufmerksam zu machen:

1. Die früher von Sobotta benützte Methode zur Begattung der Tiere am 21. Tage nach dem Wurf ist nicht allzu präzis, weil ich mit derselben schon früher und auch jetzt wieder viele Misserfolge hatte. Dass zwischen einem Wurf und den folgenden 30 Tagen mehr als eine Eierloslösung aus dem Eierstock stattfindet, ist unzweifelhaft. Ich glaube aber, dass die Tiere nach der Entwöhnung der Neugeborenen sich einige Tage ausruhen müssen. Auf diese Weise ernährt sich das Tier besser, und seine Geschlechtsorgane (besonders seine Uterushörner)

[1]) Band XXII, 1905, p. 130—133.

kehren in ihren früheren physiologischen Zustand zurück, was mir für eine andere Arbeit von grossem Interesse wurde.

2. Bezüglich der Begattung der Tiere versichere ich auf Grund eigener Beobachtungen, dass diese mehr in den Morgen- und in den frühen Nachmittagsstunden stattfand. Die Begattung erfolgte nicht ein Mal, wie Sobotta behauptet, sondern viele Male, gewöhnlich 10—15 Male in einem Zeitraum von 10 Minuten. So erklärt sich auch die Überfüllung der Vagina und der Uterushörner, und die Bildung des Vaginalpfropfens. Eine genügende Spermamenge muss eingeführt werden, da nur verhältnismässig wenige Spermafäden in die Tuba eintreten (Sobotta) und sehr wenige von diesen eingetretenen mit den gleichfalls wenig zahlreichen Eiern in Berührung kommen (Sobotta).
3. Kein männliches Tier benutzte ich für ein anderes weibliches als erst nach Verlauf vieler Tage, da das Männchen sich von dem Weibchen, wie das auch Sobotta richtig beobachtet hat, in erschöpftem Zustande trennt. Deshalb benützte ich auch Männchen und Weibchen in analoger Zahl.

Literatur.

Die in den letzten Jahren erschienenen Publikationen bewährter Autoren haben die Literatur zu dem in Rede stehenden Thema beträchtlich vermehrt. Wenn ich hierzu noch die bezüglichen Arbeiten derer hinzurechne, welche sich mit der Befruchtung und Furchung des Eies der übrigen Säugetiere und anderer systematisch tiefer stehender Tiere beschäftigen, begreift man leicht den kolossalen Umfang der Literatur unseres Themas.

Aus diesem Grunde war ich, obwohl ich die ganze Literatur gesammelt und eingeteilt hatte in diejenige über Befruchtung und Furchung des Eies der Maus und der übrigen Nagetiere, vieler anderer Säugetiere und einiger tiefer stehender Tiere und in jene über die weitere in der Tuba erfolgende Furchung des Eies der Maus und der Nagetiere, deren Bildung durch Inversion der Blätter geschieht, doch genötigt, diese Literatur zu übergehen, weil es für den Leser zu ermüdend wäre.

Ich für meine Person habe berücksichtigt a) Die Literatur über die Eifurchung seit der Epoche von Graaf, Baer, Bary und Bischoff und verweise besonders den Leser auf die Arbeiten von Reichert, v. Beneden, Hensen, Kölliker, Fick, Hertwig, Born, Sobotta, Duval usw. wo der Leser auch die ergänzende Literatur vorfinden kann. b) Die Literatur über die Eifurchung in dem Uterus, bezüglich deren ich mich ausser auf die Arbeit von Bischoff und Reichert auf die Arbeiten von Rauber, Creichton, Lieberkühn, Kölliker, v. Beneden et Julin, Kupffer, Tafani, Rieder, Biehringer, Strahl, Graf Spee, Prenant, Selenka, Duval, W. Weysse, Hubrecht, His, v. der Stricht, Robinson, Assheton, Jenkinson und Sobotta beziehe.

Eigene Beobachtungen.

In meiner Einleitung habe ich erklärt, wie verschiedene Gründe mich zwangen, meine Arbeit mit den ersten Stadien der Teilung des Eies zu beginnen.

Gerade die Bedenken, welche Sobotta in seiner zweiten Abhandlung über das Eintreten des Eies in den Uterus im Stadium von 16 Zellen mit Zona pellucida äussert, während er in der vorhergehenden Publikation solche Eier auch in dem Eileiter im Stadium der 24 Zellen und in dem der 8 Zellen ohne Zona pellucida beobachtet hatte, woraus er das Heruntergleiten des Eies in den Uterus ohne Zona pellucida folgerte, und mehrere andere Gründe, welche ich weiter unten auseinandersetzen werde, bewogen mich, meine Abhandlung als eine mehr selbständige darzubieten.

Ich teile meinen Stoff in die drei folgenden Kapitel ein:

Kapitel I.

Beobachtungen über die Befruchtung und Furchung des Eies der weissen Maus.

Zunächst will ich das Phänomen der Bildung der Richtungsspindel im Eierstock nicht berühren, da ich hierüber in einer späteren Abhandlung über den Eierstock ausführlicher handeln werde. Ich besitze über diesen Gegenstand ein genügendes

Material nicht nur von Mäusen, sondern auch von anderen Nagetieren und Fleischfressern.

Die fertige Richtungsspindel in ihren verschiedenen Stadien (Äquatorialplatte, tangential, paratangential und radial) habe ich oftmals beobachtet bis zur Bildung des ersten Richtungskörperchens während des ersten zwölfstündigen Stadiums nach der Begattung und der Konstatierung des Vaginalpfropfens. Ich stimme durchaus mit Sobotta überein bezüglich der verschiedenen Stadien, nämlich des Überganges der Spindel von der Äquatorialplatte in das Stadium der Tangente, aus dieser in die Paratangente und endlich in die Radialstellung. Aus der Abstossung eines Teils der Chromosomen mit einem Teile des Eiprotoplasma unter der Zona pellucida wird das erste Richtungskörperchen erzeugt, aber ich bemerke, dass die Zahl der dicken, achromatischen Fasern von deutlicher, roter Färbung und der dicken stabförmigen Chromosomen im Äquator der Spindel von den Angaben der verschiedenen Forscher abweicht. Tafani gibt 20 Chromosomen an, Holl 18, Sobotta 12 und andere gehen bis 24. Im Allgemeinen berichtet ein jeder Forscher über eine andere Zahl von Chromosomen. Dieses hat vielleicht seinen Grund darin, weil jeder Forscher nach Massgabe der Dicke seine Präparatschnitte zählt, und möglicherweise zur Zeit der Trennung der Chromosomen. Sobottas Zählung scheint mir die genauere zu sein. Meine eigene Zählung ergab niemals mehr als acht Chromosomen und gleichviel achromatische Fasern. Ich gestehe, dass die Zählung ausserordentlich schwierig ist und grosse Geduld erheischt. Meines Erachtens ist sie nur bei Schnitten von grösserer Dicke als 5 μ zu erzielen. Über die Schwierigkeiten bei dieser Zählung spricht auch Sobotta, welcher zum Schluss anführt, dass er ungefähr 12 Chromosomen und achromatische Fasern gefunden habe. Die Chromosomen auf den Figg. 1, 2, 3 haben stabförmige Gestalt und gehören nicht alle demselben Stadium an. Mit Schwierigkeit zählt man 8 Chromosomen und 8 achromatische Fasern. Fig. 6 stellt ein Ei mit anomal gebildeten Richtungskörperchen dar; fast alle Chromosomen sind rundlich und von grösserem oder kleinerem Umfange. Dyasterstadien und folgende Stadien bis zur Bildung des Richtungskörperchens besitze ich zur Zeit nicht; auch sind sie, wie ich glaube, in der Arbeit von Sobotta sogar vortrefflich beschrieben. Figg. 4

und 5 repräsentieren Eier mit Richtungskörperchen und den chromatischen Spindeln in der Radialstellung. Und zwar befinden sich auf der Fig. 5 die 8 Chromosomen dicht bei einander, und der Beobachter zählt leicht nur 4 Chromosomen in länglicher Form. Aber nach der Ausstossung der 4 Chromosomen gab es eine neue Teilung der Gruppe. Dieses erhellt aus der Fig. 4 und 4a, wo man die 8 Chromosomen zählen kann. In der Fig. 7 sind zwei Richtungskörperchen, und der Rest der Richtungsspindel wendet sich zur Peripherie des Eies zur Bildung der Vorkerne. Die Figg. 8, 9, 10 zeigen Eier mit Richtungskörperchen. Von diesen wurde das Bild 8 in dem ersten Zwölfstundenstadium aufgenommen und zeigt das Ei im Stadium des Vorkernes; die Figg. 9 und 10 dagegen gehören dem zweiten Zwölfstundenstadium an, in welchem das Ei mit Richtungskörperchen und zwei Kernen, einem kleineren Spermakern und einem grösseren Eikern, versehen ist. Fig. 10 stellt vor allem ein Stadium ähnlich demjenigen auf Sobattas Fig. 15 dar (T. V. B. XXXXV), und zwar liegen hier die beiden Vorkerne sehr dicht bei einander. An dieser Stelle vermeide ich es, auf die feinere Struktur der Vorkerne, der protoplasmatischen Eimembran usw. einzugehen, da hierüber Sobotta in seiner Arbeit sehr gut berichtet hat, und ich dieselben Dinge hier nicht wiederholen will.

Nur über eine Frage will ich sprechen, nämlich über Zahl und Grösse der Richtungskörperchen. Obwohl es mir nicht möglich war, betreffs der Zahl derselben aus meinem Material vollständige Folgerungen zu ziehen, konnte ich dennoch auf Grund meiner Beobachtungen mir eine diesbezügliche Ansicht bilden. Die von Sobotta für die Menge der Richtungskörperchen angegebene Zahl erscheint mir ein wenig übertrieben; er nimmt an, dass in $^9/_{10}$ der Eier sich nur ein Richtungskörperchen findet und nur in $^1/_{10}$ der Eier zwei oder drei. Tafani glaubt, dass auf $^4/_5$ der Eier ein Richtungskörperchen und auf $^1/_5$ zwei oder drei solche kommen. Dies scheint mir der Wahrheit mehr zu entsprechen, da ich auf Grund meiner Präparate in $^3/_4$ der Eier ein Richtungskörperchen und in $^1/_4$ zwei oder drei gefunden habe.

Was die Grösse der Richtungskörperchen anlangt, so fand ich dieselben ziemlich gross im Verhältnis zu dem sehr kleinen Mäuse-Ei, aber nicht so gross, wie Sobotta anführt.

Von den folgenden Stadien hatte ich ein Material von mehr als 20 Tieren; ich sorgte alltäglich für dessen Ergänzung und in Zwischenstadien für Tötung von genügenden Tieren, die eine gute Begattung überstanden hatten und den Vaginalpfropfen sicher zeigten.

Das zweizellige Stadium Fig. 11 mit ruhenden Kernen habe ich oft gewonnen zu Ende des ersten Tages oder 24 Stunden nach der Begattung bei Mus musculus und bei Mus ratus und fast genau in demselben Abschnitte, wo es auch Sobotta gefunden hat, d. h. in dem Abschnitte nach dem Flimmerzellenepithel;[1] jedoch fast immer erscheint das zweizellige Stadium bei den beiden Mäusearten als das gleiche. Ein jedes dieser Eier hat ovale oder elliptische Gestalt mit dem Richtungskörper an der einen Seite. Aber bei allen meinen Präparaten konnte ich einen erheblichen Unterschied in Grösse und Färbung der Zellen nicht auffinden, obwohl ich wegen der Beschreibungen und Abbildungen von Sobotta und anderen diesem Punkte grosse Aufmerksamkeit widmete. Ich bin der Ansicht, dass das Phänomen der verschiedenen Färbung sich aus der zu verschiedenen Zeiten erfolgenden Vergrösserung jeder Zelle und der zu verschiedenen Zeiten eintretenden Teilung derselben erklären lässt; denn ich fand, dass die beiden Zellen sich nicht gleichzeitig teilen, und dass das Teilprodukt (wie bekannt) in der Zeit der Vorbereitung einen eigentümlichen charakteristischen Farbton annimmt, wie die sich in Karyokinese befindenden Zellen.

Nach meinen Beobachtungen ist also von Anfang an eine ungleiche Teilung des Eies nicht zu erkennen. Hierüber spricht sich auch Sobotta im gleichen Sinne beim zweizelligen Stadium aus. Zweigeteilte Eier fand Sobotta in der 25. Stunde von dem Auftreten des Vaginalpfropfens an gerechnet, und vermute ich, dass sie viele Stunden auf diesem Stadium stehen bleiben, nämlich bis 44 Stunden nach der Begattung. Meine Beobachtungen bis hierher stimmen beinahe überein mit den Berichten Hensens über die Eier des Meerschweinchens, mit denjenigen Reins über das Kaninchenei und denen Sobottas über das Mäuseei.

Mit Beginn des zweiten Tages und 30 Stunden nach der Begattung wurden im Ganzen 21 Tiere getötet, 18 von Mus

[1]) Sobotta unterscheidet vier verschiedene Abschnitte der Salpinx (a, b, c, d).

musculus und 3 von Mus rattus. Die Untersuchung ergab, dass 3 von den Tieren ausser Betracht bleiben mussten, weil sie Eier in anfangender Degeneration wegen Nichteindringens der Spermatozoen hatten. Dies bestätigt die Meinung Sobottas, dass nur sehr wenige Spermatozoen in die Tuba eindringen und von diesen wieder sehr wenige die zu befruchtenden Eier treffen. Bei meinen Präparaten habe ich nur ein einziges Mal das dreizellige Stadium gefunden, oft dagegen das vierzellige und zwar bei beiden Mäusearten.

In Fig. 12 hat das ganze Ei eine ovale Gestalt, enthält ein gutgeformtes Richtungskörperchen und vier Zellen, von denen zwei in den Durchschnitten grösser als die andern sind. Einen Unterschied der Färbung kann ich trotz der sehr sorgfältigen Behandlung meiner Präparate nicht wahrnehmen. Die Rekonstruktionsfigur F. Taf. II Sobottas (dreizelliges Stadium) habe ich nie vorgefunden, und nehme ich an, dass es sich vielmehr hier um das fünfzellige Stadium handelt. Die Abbildungen der meisten Schriftsteller haben denjenigen Typ, welchen ich in den Figg. 13 und 14 wiedergebe. Bezüglich der verschiedenen Grössen der Zellen und ihrer Färbung haben die Autoren verschiedene Ansicht. So bildet Bischoff ein Ei des Rehes im dreizelligen Stadium, zwei Zellen grösser, die dritte aber kleiner ab. v. Beneden beschreibt am Kaninchenei und am Ei der Fledermaus (Vesp. dassimurus) die eine Zelle des zweizelligen Stadiums grösser und von hellerer Färbung (globe ectodermique genannt); die andere, kleinere Zelle von dunklerer Färbung nennt er globe endodermique; desgleichen Heape für den Maulwurf; Tafani und Selenka aber leugnen dieses, wie man das aus ihren Abbildungen entnimmt. Endlich beschreibt Duval das vierzellige Stadium einer Fledermaus (vesp. murinus), und bildet die zwei Zellen grösser und von dunklerer Färbung ab, die beiden anderen aber kleiner und von hellerer Färbung. Duval kehrt die Benennungen v. Benedens um und nennt die grösseren cellules endodermiques, die kleineren aber cellules ectodermiques; vielleicht hat Duval hierin Recht, da seine folgenden Bilder dieses deutlich zeigen.

In der Mitte des zweiten Tages, 36—38 Stunden nach der Begattung, tötete ich zehn Tiere, sämtlich von Mus musculus. Bei ihnen fand ich die Teilung des Eies bis zum sechszelligen Stadium.

Bei zweien dieser Mäuse ergab sich keine regelmässige Teilung, da zwischen den sechszelligen Stadien sich auch Teilungen in vier und in drei Zellen vorfanden, niemals aber konnte ich eine grössere Manigfaltigkeit der Anzahl der Zellen aus ein und derselben Tuba konstatieren. In der Tuba ein und derselben Maus unterscheiden sich die Eier manchmal nur um eine Zelle; folglich vollzieht sich die Teilung bei derselben Maus nach einem gewissermassen typischen Modus. Die Fig. 13 zeigt längliche Eier, von deutlicher Zona pellucida umgeben, und enthält ausser den Zellen auch drei Richtungskörperchen. Dies ergibt ein Übergangsstadium aus dem fünfzelligen zum sechszelligen. Man kann aber auf Grund der Zählung auch diesen Vorgang in das Übergangsstadium aus dem vierzelligen zum fünfzelligen einreihen. Die folgende Fig. 14 zeigt Eier im sechszelligen Stadium mit ruhenden Kernen und zwei Richtungskörperchen. In diesem Stadium weisen nur zwei Zellen, die erste des ersten Schnittes und die letzte, einen kleinen Grössenunterschied auf.

Am Ende des zweiten Tages, also 48 Stunden nach der Begattung, wurden 22 Tiere, welche die Begattung gut bestanden hatten, getötet. Von allen diesen Tieren wurden nur zwei nach entscheidenden Beobachtungen an den Präparaten als unbrauchbar erachtet. Bei den übrigen zeigen die Präparate alle Stadien vom achtzelligen zum fast 28zelligen. Viele von ihnen haben mehr als ein Richtungskörperchen, von länglich-ovaler Form, und bewahren bestens die Zona; nur an zwei in Hermanns Gemisch konservierten Uterushörnern erschien die Zona nicht gut erhalten.

Die Figg. 15 u. 16 weisen von verschiedenen Mäusen entnommene Eier auf. Von ihren Zellen zeigen kaum zwei einen Grössenunterschied, da die Zellen wegen der verschiedenen Lage auf den verschiedenen Schnitten den Beweis für solchen Unterschied schwer liefern. Einige Zellen bewahren trotz der Pressung durch andere dennoch die ursprüngliche kugelförmige Form, nach der sie stets streben.

Die Fig. 17 zeigt Eier im zwölfzelligen Stadium; das ganze Ei bewahrt gut die Zona und trägt zwei Richtungskörperchen. Von ihren Zellen zeigen einige einen kleinen Unterschied in der Grösse, aber gar keinen in der Färbung. Fig. 18 betrifft Eier im 16zelligen Stadium. Ihre Zona ist unversehrt, sie hat ein

Richtungskörperchen und ungleiche Zellengrösse. Fig. 19 bringt einen medialen Eischnitt mit 24 Zellen. Die genaue Zählung zeigt hier 22 Zellen, allein aus der Zählung anderer Eier der gleichen Tuba, deren Zellen nicht gut gefärbt waren, ziehe ich die Folgerung, dass hier, wie in anderen ähnlichen Fällen, 24 Zellen vorhanden sind. Alle Eier dieser verschiedenen Stadien hatten die Zona gut erhalten. Fig. 20, wo ich nur die drei Durchschnitte angebe, zeigt Eier im 28zelligen Stadium oder richtiger Eier zwischen 28—32 Zellen. In diesem Stadium wird eine genaue Zählung der Zellen schwierig, fast alle Zellen dieses Stadiums, besonders die zentralen, pressen einander derartig, dass oft auch nicht der kleinste Raum zwischen ihnen zu sehen ist. Einige dieser Zellen sind an der Peripherie grösser, andere wieder, die mehr zentralen, sind kleiner. Das ganze Ei ist sichtlich grösser als das zweizellige, wird von einer deutlichen und sehr soliden, zugleich straffen Zona pellucida umgeben, enthält im letzten Durchschnitte ein Richtungskörperchen und befindet sich in der letzten Abteilung der Salpinx. Fast in demselben Abschnitt finden sich alle Eier von 24—28 oder 32 Zellen. Alle die voraufgehenden Stadien der Eier vom achtzelligen bis zum 16zelligen Stadium finden sich zum Teil am Ende der Tuba, zum Teil aber in der Richtung nach den von Sobotta mit dem Buchstaben c bezeichneten Teilen der Salpinx.

Hierzu bemerke ich, dass ich bei drei Tieren, welche ich in den ersten Stunden des dritten Tages tötete (52—56 Stunden nach der Begattung) gleichfalls Eier in der Salpinx fand. Von diesen standen 14 im 24-zelligen Stadium und 5 im 28—32 zelligen Stadium. Alle besassen noch die Zona pellucida und lagern im Endabschnitt der Salpinx. Dieser hat ein eigentümliches Gepräge und öffnet sich anscheinend langsam für den Durchgang der Eier nach dem Uterus, er hat eine Form ähnlich einem seitlich verschobenen lateinischen ∽, dessen beide Schenkel von einer gemeinsamen Hülle aus Zellgewebe umgeben sind, weshalb die S-artige Krümmung äusserlich nicht zur Erscheinung kommt; nur bei länglichen Durchschnitten kann man es gut unterscheiden. Die Querdurchschnitte dieses Abschnittes zeigen ihn, wenn sich die Eier im sechszelligen Stadium befinden, als sehr eng, dagegen im zwölfzelligen und in den ferneren Stadien breiter als in den ersten Stunden des dritten Tages, und gänzlich verbreitert am

Ende des dritten Tages, wo die Eier auch schon in den Uterus eingetreten sind. Die langsame Verbreiterung der Mündung dieses Abschnittes kommt von der langsamen Ausdehnung seiner Ringmuskulatur, welche unter dem Druck der sich nach und nach in der Tuba vermehrenden Flüssigkeit erfolgt, was deutlich an seinen Epithelzellen zu erkennen ist.

Kapitel II.

Beobachtungen über die weitere Furchung des Eies im Uterus.

Zu welcher Stunde am dritten Tage die Eier der Maus in den Uterus treten, kann ich nicht genau angeben, mache aber, gestützt auf das Studium eines reichen Beobachtungsmaterials (64—72 Stunden nach der Begattung), die Annahme, dass die Mäuse-Eier in den Uterus zwischen der 64.—66. Stunde hinabsteigen.

Am Ende des dritten Tages tötete ich 28 Tiere, sämtlich Mus musculus. Von diesen wurden fünf in der 66. Stunde nach der Begattung getötet, die übrigen nach 72 Stunden, d. h. nach vollen drei Tagen.

Die Figg. 21 und 22 zeigen Eier von 66 Stunden, welche den von Jenkinson in Figur 1 und 2 abgebildeten ähnlich sind. Sie fanden sich im ursprünglichen Abschnitte des Uterus und ohne Zona, der Abstand zwischen den Eiern betrug etwas mehr als $2^1/_2$ mm, woraus folgt, dass sie nicht gleichzeitig in den Uterus gelangen. Die Eier haben noch nicht die endgültige Stellung erlangt und befinden sich frei in dem erweiterten Lumen des Uterus, in dem ihre Längsachse mit der Querachse des Uterushornes zusammenfällt. Die Feststellung der Anzahl der Zellen zeigte, dass die Eier in diesem Stadium aus 32 Furchungskugeln bestehen. Mit dieser Zahl oder auch mit noch weniger (24—28 Zellen) treten die Eier, wie ich überzeugt bin, aus der Tuba in den Uterus. Bezüglich der Färbung haben die peripherischen Zellen dieser Eier eine wenig hellere Farbe; man kann das besser beobachten, wenn man die Präparate mit Safraninlichtgrün oder Neutralrot gut färbt. Im Ei der Fig. 21 (Medial-Längsschnitt) befindet sich nach dem dünneren Pol zu zwischen den Furchungskugeln ein kleiner Raum, die Keimblasenhöhle, welche auf der Fig. 22 in grösserem Maßstabe wiederkehrt; sie wird durch

eine Ansammlung von Flüssigkeit gebildet, welche von den umliegenden Furchungskugeln abgeschieden worden ist. Die Abscheidung erfolgt in kleinen, etwas dickflüssigen Tropfen, die in Fig. 22 und folgenden bei stärkerer Vergrösserung (Ölimmersion) dargestellt sind. Jeder solcher Tropfen wird vor seinem Ausfalle aus der Zelle von einer dünnen, aber sehr deutlich kontinuierlichen Linie abgegrenzt und sehr leicht von den roten Farbstoffen gefärbt; er hat kein Fett, da die Präparate von dem Hermannsgemisch nicht schwarz gefärbt werden.

Das Ei von Fig. 22 (Medial-Längsschnitt) wurde in einem anderen Tiere gefunden und besteht aus 32—36 Furchungskugeln; es zeigt im ganzen sechs deutliche karyokinetische Figuren, von denen drei in dem abgebildeten Schnitt liegen; das Ei entbehrt die Zona pellucida, hat aber eine breitere Höhlung, in die der austretende Tropfen deutlich hineinfällt.

Bei anderen Tieren fanden sich zur selben Zeitperiode die in Fig. 23 und 24 abgebildeten Eier. Das Ei von Fig. 23 (Medial-Längsschnitt) ist ähnlich dem Ei von Sobottas Fig. 1, Taf. XV, Bd. LXI (Arch. f. mikr. Anat.), aber nach dem Alter jünger als jenes, weil Sobotta ihm 84 Stunden nach der Begattung gibt, während ich dem meinigen nur 66 Stunden gebe. Das Ei ist ohne Zona und hat 32—36 polygonale Furchungskugeln, von denen drei sich in Karyokinese befinden, und zeigt in den dargestellten Schnitten eine doppelte Höhlung. Dieses überzeugt mich nicht, dass aus dem Protoplasma der Zellen Vakuolen entstehen, weil ich dieses Bild und ein anderes ähnliches nur zweimal gefunden habe, die anderen Schnitte derselben Eier aber solche nicht zeigten, während der Typ der Eier 21 und 22 der gewöhnliche ist. Folglich entsteht die Keimhöhle nicht durch die Vakuolisation des Protoplasmas der Zellen, sondern durch Flüssigkeits-Ansammlung in den interzellularen Abständen am dünneren Pol der Eier. Im übrigen lassen meine Präparate hierüber nicht den geringsten Zweifel.

Das Ei (Fig. 24), welches aufs beste fixiert und gleichfalls ohne Zona ist, besitzt viele Kernteilungsfiguren, von denen vier auf dem vorliegenden Medialschnitt erscheinen, es besteht aus 34—36 polygonalen Furchungskugeln, ausser jenen oberhalb der Keimhöhle, die eine abgeplattete Form annehmen. Die Höhlung des Eies ist mehr regelmässig, die Zellen sind verschieden ge-

färbt, oberhalb der Keimhöhle und in der Peripherie des dickeren Poles sind sie ein wenig hellfarbiger, die inneren in dichterer Aufstellung sind dunkelfarbiger.

Die Figuren 25, 26, 27 und 28 zeigen Eier vom Ende des dritten Tages, genau 72 Stunden nach der Begattung erlangt. Von ihnen haben die zwei in Figg. 25, 28 abgebildeten eine ovale Form mit verdicktem mesometralen Pol, welcher aus drei bis vier Reihen von Zellen besteht. Sie haben eine breite Keimhöhle und fast 42 zum Teil in Karyokinese befindliche Zellen. Die zwei anderen Eier (Figg. 27, 28) sind ebenfalls von ovaler Form mit mesometralem Pol, zeigen eine ziemlich breite Keimhöhle (28) und eine Zellenanzahl von 44—48, ihre Zona ist noch vorhanden, jedoch nicht intakt. In allen diesen Präparaten erscheint ein Unterschied in der Farbe der Zellen in der Richtung nach dem verdickten Pol; während die peripherischen, ähnlich den abgeplatteten Zellen, welche die Keimhöhle einschliessen, eine hellere Farbe zeigen, färben sich die zentralen mehr dunkel. Die Figg. 27 und 28 gleichen den Figg. 73 und 74 von Duval, 3 und 4 von Robinson, 3 und 4 von Jenkinson, 2 von Sobotta und vielleicht den ersten Abbildungen Selenkas.

In Ergänzung der Ergebnisse aus diesem Stadium führe ich einiges bezüglich der Zona pellucida und der Lagerung des Eies im Uteruslumen an.

In seiner früheren Abhandlung, 1895, leugnet Sobotta[1]) die Umhüllung des Eies durch die Zona pellucida über das achtzellige Stadium hinaus, in seiner zweiten Abhandlung (1903) berichtet er das Antreffen von 16 zelligen Eiern mit Zona pellucida im Uterus; er berichtigt seine frühere Meinung und gibt auch dieses Vorkommnis für einige Fälle zu. Ich habe allerdings niemals im Uterus Eier im 16 zelligen Stadium vorgefunden, wahrscheinlich aber hat Sobotta solche beobachtet. Dagegen versichere ich, dass die Eier bei ihrem Durchgange durch die eigen geformte Mündung der Tuba zum Uterus die Zona pellucida tragen, welche entweder bei dem Durchgange durch die Mündung platzt oder aber später im Uterus abgestossen wird. Die Figg. 27 und 28 stellen Eier mit geplatzter Zona dar. Solche Eier fand ich fünfmal bei Tieren und schliesse hieraus, dass diese Sache

[1]) Arch. f. mikr. Anat. etc., Bd. 45.

nicht nur nicht selten, sondern vielleicht regelmässig vorkommt. Bei diesen zufälligen Befunden beobachtete ich das frische Platzen der Zona in Fig. 27 und das einige Stunden zuvor erfolgte Platzen im Bilde 28, von der nur ein haftengebliebenes Stückchen abgebildet ist. Bei diesen Eiern war die Zona dünner als bei denjenigen der Tuba, und glaube ich daher, dass infolge der Spannung (Resultat der Zellenvermehrung) sich nach und nach eine Verdünnung ausbildet und dadurch bei aufhörendem Widerstande das Platzen erfolgt. Auch Spee fand die Zonen im Uterus des Meerschweinchens nackt [1]) und kam so zur Ansicht von deren Abstossen im Uterus. Ich für meine Person glaube, dass das Ei die Mündung zum Uterus leichter mit grösserer Anzahl von Zellen und mit Zona pellucida passieren kann als mit kleinerer Zahl und ohne Zona. Der Durchgang des Eies ohne Zona durch den feinsten Teil der Tuba bringt wahrscheinlich ein Abstossen einiger Eizellen mit sich.

Die Implantation des Mäuse-Eies erfolgt in der Form 29a nach vollendetem dritten Tage. Zu Beginn des Eintrittes in den Uterus setzen sich die Eier nicht sofort, sondern erst nach Verlauf einiger Stunden fest. Deswegen hatten alle auf den Fig. 21, 22, 23, 24 ihren verdickten Pol ohne Unterschied zum Lumen des Uterus hingewendet. So aber verhält es sich nicht mit den Eiern 25, 26, 27 und 28, d. h. den Eiern nach 72 Stunden. Diese haben nicht nur einen verdickten mesometralen Pol, sondern es bildete sich um sie herum eine Ausbuchtung der Schleimhaut, deren zylindrisches Epithel hier in eine kubische Form übergeht. Graf Spee glaubt, dass das Ei in die Schleimhaut des Uterus hineingepflanzt wird, andere nehmen an, dass es in die Einmündung einer Drüse eindringt. Sobotta, welcher diese Dinge mit grosser Genauigkeit behandelt, beschreibt diese Ausbuchtung. Mein gewöhnlicher Befund ist der in Fig. 29a dargestellte.

Zu Beginn des vierten Tages, d. h. 78—80 Stunden nach der Begattung, tötete ich elf Tiere von Mus musculus. In dem Uterushorn dieser Tiere fand ich Eier (Fig. 29) im Blastulastadium, in Übereinstimmung mit den Figg. 75 und 77 von Duval und Fig. 3 von Jenkinson, Fig. 3 und 4 von Sobotta. Die genannten Autoren führen eine verschiedene Zeitfolge an. Duval

[1]) Spee bildet Eier im Uterus mit Zona pellucida ab, aber diese ist, wie dargestellt, schon beschädigt.

berechnet für den Befund (Fig. 75) den elften Tag der verlangsamten Schwangerschaft, Jenkinson und Sobotta geben 105—106 Stunden an.

Die in diesem Stadium gefundenen Eier haben, wie Sobotta ganz richtig sagt, eine rundliche Gestalt, aber ich unterscheide an dem verdickten mesometralen Pol (Keimpol) nicht zwei Reihen von Zellen, sondern fast vier, von denen die äusseren hellfarbiger sind und deren Zellen mehr längliche Kerne haben. Sobotta nimmt an, dass die Vergrösserung der Keimhöhle im Blastulastadium eine Verringerung der ganzen Zellenmasse des Keimpoles herbeiführt. Meine Funde zeigen das nicht. Niemals fand ich den Keimpol mit zwei Reihen in diesem kugelförmigen Stadium.

Die Zählung der Zellen in diesem Stadium wird ein wenig schwierig. Es scheint aber, dass die Zahl fast doppelt so gross als in dem vorhergehenden Stadium ist; 54—56 Zellen werden mit einiger Schwierigkeit gezählt.

In diesem Stadium fand ich die Eier in ziemlichen Abständen von einander, wie z. B. die Eier in den Fig. 25—28. Die Abstände betragen ungefähr 4 mm. Ich habe vielmals den Abstand zwischen zwei solchen Eiern gemessen und fand fast immer, dass sie von einander 3000—3700 μ abstanden.

Das zuvor runde Ei geht sehr schnell wiederum in eine längliche Form durch Vergrösserung der Keimhöhle über, infolge der Ausdehnung ihrer einzelligen antimesometralen Keimblasenschicht.

Das Ei (Fig. 30) stellt dies ganz genau dar, es stammt von einem 84 Stunden nach der Begattung getöteten Tiere.

In diesem Stadium wurden nur sieben gut belegte Mäuse getötet. An ihren Uterushörnern wurden im ganzen 21 Eier gefunden, welche sämtlich mit nur ganz kleinen Unterschieden den Typ von Fig. 30 hatten. Von diesen trugen einige den antimesometralen Abschnitt verschrumpft und wurden für das Studium nicht weiter berücksichtigt. Das Ei in Fig. 30 bietet folgende wichtige Momente. Sein antimesometraler Abschnitt enthält abgeplattete Zellen, und bildet die Fortsetzung der Aussenschicht des verdichteten Keimpoles. Die ganze Schicht hebt sich durch ihre Färbung leicht von den übrigen Zellen des Keimpoles ab, die Kerne ihrer Zellen sind länglich und liegen an der längeren Zellenachse. Fast das Gleiche verzeichnet auch Sobotta in

seiner Fig. 5, welche ein analoges Stadium darstellt. Alle die polygonalen Zellen innerhalb der Aussenschicht zeigen nicht nur eine dunkle Farbe, sondern auch mehr Chromatin. Von dieser Zellengruppe unterscheidet sich mehr die Schicht nach der Keimhöhle zu (dbl), welche in dem Medialdurchschnitt auch aus etwas abgeplatteten Zellen besteht, deren Protoplasma sich durch Eosin oder durch Neutralrot dunkler färbt. Diese Schicht bildet das ganze Dotterblatt des Eies. Wie ein jeder beobachtet, bildet sie eine Differenzierung der dunkler gefärbten Schicht des Keimpoles. Ich glaube, niemand wird annehmen, dass ich drei Zellenschichten abbilde, und das führe ich gegen Selenka an. In meinen Präparaten fand ich keinen verbindenden Stoff (Kittsubstanz) wie Selenka zwischen der Aussenschicht (Deckzellen Selenkas) des Keimpoles und der inneren Zellengruppe (Grundschicht des Ektoderm), ebensowenig eine helle Linie (Jenkinson), welche diese beiden Schichten trennt. Diese an den Schnitten von Selenka und Jenkinson beobachteten Verhältnisse fehlen in den meinigen und ich schreibe das der schlechten Fixierung ihrer Präparate zu. Jenkinson beschreibt sogar die Vorgänge dieses Stadiums, aber wie ich glaube, irrig, weil seine in den Figg. 3 und 5 dargestellten Schnitte nicht mediale sind.

Aber was bedeutet die dreifache Färbung der Zellen der Keimblase in diesem Stadium, welche in dem folgenden noch deutlicher wird?

Zunächst erklärt sich die Färbung aus der eigentümlichen Zusammensetzung der Zellen. Diejenigen, welche die Aussenschale der Blastula bilden, bestehen im mesometralen und antimesometralen Teil aus Protoplasma mit wenigen Körnern und färben sich folglich weniger, die anderen innerhalb des mesometralen Poles haben körnerreicheres Protoplasma und färben sich dunkler. Im Stadium von Fig. 30 tritt dazu noch eine Differenzierung der inneren Schicht des Keimpoles aus funktionellen Gründen ein, und so erzeugt sich eine neue Zellenschicht, welche in den folgenden Stadien deutlicher wird. Diese neue Schicht, welche Selenka, Duval, Robinson und Jenkinson mit Unrecht als Keimblatt (Dotterendoderm, Endoderme, Hypoblast) charakterisierten, wurde auch von Sobotta Dotterendoderm oder Dotterblatt genannt. Nachdem ich diese schwieriger zu

deutenden Verhältnisse berührt habe, will ich meine Ansicht über die oben geschilderte dreifache Gliederung des Keims noch etwas eingehender darlegen.

Ich unterscheide in dem letzten Stadium, wie auch in den folgenden drei Schichten, verstehe aber darunter nicht die Sonderung des Eies in die drei Keimblätter. Nach seiner Furchung in der Tuba, welche die meisten Autoren als eine inäquale bezeichnen, besteht das Ei aus den nach innen gelegenen, kleineren und mit dichterem Protoplasma ausgestatteten Zellen, und den äusseren grösseren. Letztere nehmen beim Übertritt des Eies in den Uterus an der Bildung und Vergrösserung der Keimblase teil, ferner dienen sie noch zur Vervielfältigung der Zellen des Keimpoles, sodann atrophieren sie nach und nach, platten sich stark ab, und finden zum Teil für die Unterhaltung der sich am Keimpole stetig vermehrenden Zellen Verwendung. In späteren Stadien wird die Atrophie der Zellen des antimesometralen Poles sehr deutlich, die Karyokinesen fehlen gänzlich oder kommen doch nur sehr vereinzelt vor, und anstatt einer Zellenschicht haben wir die Reichertsche Membran. Am mesometralen Pole sind alle Zellen, welche den verdickten Keimpol bilden, zu Anfang einander ähnlich und sämtlich rundpolygonal. Dann aber platten sich die äusseren ab, ihre Kerne werden länglich. Teilungen sind an ihnen nicht mehr sichtbar, ihr Farbton wird schärfer ausgeprägt; die anderen Zellen aber differenzieren sich nach dem Keimpole zu in die innere Dotterentodermschicht und die verbleibende Gruppe der Rauberschen Zellen. Die äusserste Schicht des Eies hat somit nur vorübergehende Existenz und verschwindet schon in den ersten Tagen der Bildung der Keimblase fast ganz. Selenka spricht die Ansicht aus, dass die Aussenschale des Keim- oder mesometralen Poles sich ursprünglich als Einzellenschicht von dem übrigen Teil abtrennt, und setzt sogar als Trennungszeichen eine schwarze Linie, sodann formt sich durch Vervielfältigung der Zellen ein Kegel, welcher als Träger bezeichnet wird. Jenkinson ist dafür, dass das verdickte Trophoblast in bestimmter Periode — und an solche denkt sicher der Autor — sich verdünnt, aber niemals verschwindet und sodann wieder nach kurzer Zeit sich zur Bildung des Trägers verdickt. Meine oben vorgetragenen Beobachtungen zeigen, dass nur die Raubersche Schicht existiert und sogar in

den folgenden Stadien mit zahlreicheren Kernteilungsfiguren, und dass sie den Placentarconus liefert.

Von diesem Stadium an wird das Ei sehr länglich und zu Ende des vierten Tages nimmt es die auf den Figg. 31 und 32 abgebildete Form an, welche bei zehn gut belegten und nach vollendetem vierten Tage getöteten Tieren gefunden wurde.

Etwas ähnliches ist weder in der Arbeit Duvals noch in der von Robinson (Fig. 8) zu finden, aber fast ähnliches in den Arbeiten von Jenkinson (Fig. 7) und von Sobotta (Fig. 6—7). Von jetzt beginnt eine Einwirkung der Decidua auf das Ei bemerkbar zu werden. Da die Decidua in den Stadien der runden Keimblase unter dem vom Ei ausgehenden Druck nachgegeben hat, heftet sie sich, nunmehr genügend verstärkt durch Vermehrung ihrer Zellen, fest an dasselbe an und zwingt es zur Verlängerung da, wo es grösseren Raum findet, d. h. an den mesometralen und antimesometralen Polen oder nach dem Uteruslumen hin. Hierdurch werden jetzt am Ei der antimesometrale oder dünne Pol und der mesometrale oder verdickte Pol besser zu unterscheiden. In diesem Stadium hat die Schicht des antimesometralen Abschnittes (das sogenannte parietale Dotterblatt), welche aus einer einfachen Lage stark abgeplatteter Zellen besteht, innerhalb ihrer Berührung mit dem verdickten Keimpol sehr wenige Zellen des Dotterblattes (3—4 an der einen Seite und zwei an der anderen dieses medialen Schnittes B. 31). Folglich bildet in diesem Stadium das parietale Dotterblatt, welches Sobotta parietales Dotterendoderm nennt, Duval dagegen Distalendoderme, Selenka Endodermzellen, Jenkinson endlich Hypoblast, keine vollständige Schicht. Einmal nur fand ich es als ein volles Blatt, und deshalb, weil ich bisher nirgends eine Abbildung sehe, bin ich zur Mitteilung verpflichtet (B. 32). Der mesometrale Abschnitt scheidet sich in drei Sektionen: a) in die abgeplatteten Zellen der Aussenschale des Keimpoles, welche die Fortsetzung der abgeplatteten Zellen des antimesometralen Abschnittes bilden und bei denen sehr selten Teilungsstadien gesehen werden. b) in den besonders verdickten Pol oder den Kegel, dessen rundpolygonale Zellen sich dunkler färben als die peripherischen, wodurch sie sich von diesen unterscheiden und reichliche Mitosen aufweisen. c) in eine einfache Schicht nach der Keimblasenhöhle hin, welche in einigen meiner Präparate

sich durch eine dünne Linie getrennt fand (Resultat der Fixierung) und welche das viscerale Dotterblatt bildet. Diese Schicht besteht aus mehr kubischen Zellen, von denen ein Teil sich der Keimblasenhöhle zuwendet und durch Eosin leicht gefärbt wird, wie das auch Sobotta in seiner Fig. 6 darstellt, der andere Teil aber nach den Conuszellen sich dunkler färbt. Das viscerale Dotterblatt vereinigt sich mit dem unvollständigen parietalen Dotterblatt unter einem beinahe rechten Winkel. Diese Lage kommt nach meiner Ansicht von dem Druck der zunehmenden Decidua des antimesometralen Abschnittes der verlängerten Keimblase her, infolgedessen die beiden seitlichen Dotterzellen von Fig. 30 sich unter dem Druck krümmen und diesen Winkel bilden. So erklärt sich nach meinem Dafürhalten besser die ursprüngliche Bildung des parietalen Dotterblatts. Aus diesem sodann, durch Vervielfältigung der Zellen, welche der Schicht der von aussenher verlängerten abgeplatteten Zellen der Keimblase angehören, formt sich das parietale Dotterblatt in Fig. 31 und durch weitere Vervielfältigung jenes in Fig. 32. Sehr richtig wird von Sobotta die Ansicht Selenkas (Figg. 9—15 und 17) und Duvals (s. Figg. 83—94 und 100—103) verurteilt, die die Bildung des visceralen Dotterblattes durch amöboide Bewegung der Zellen des parietalen erklären, und auch die Ansicht Robinsons (s. Figg. 6—12), welcher Loslösung von Zellen aus dem verdickten antimesometralen Abschnitte des Mantels annimmt. Alle diese Figuren zeigen eine schlechte Fixierung der Zellenelemente.

In Ergänzung der Vorkommnisse in diesem Stadium muss ich noch erwähnen, dass ich bei 26 durchaus gut erhaltenen Eiern nur zweimal am antimesometralen Pol eine geringe Vergrösserung der Kerne der Aussenblattzellen beobachtet habe, jedoch nicht derartig, dass ich deswegen die betreffenden Zellen als Riesenzellen ansehen möchte. In diesen beiden Fällen fand sich der ziemlich grosse Kern einmal an der einen Seite der Keimblase an der Vereinigung des antimesometralen Pols oder Ectoplacentarconus, im zweiten Falle am Ende des mesometralen Pols. In diesem zweiten Fall bewies mir eingehende Prüfung, dass manchmal auf zusammengeschrumpften Blasen im antimesometralen Abschnitt die Kerne sich in den Schnitten en face und nicht en profil präsentieren. Die abgeplatteten Zellen erscheinen

in ihrem abgeplatteten Kerne in der en face aufgenommenen Figur stark vergrössert.

Infolge dieser Prüfungen und anderer Tatsachen kam ich in dieser Frage zu einer anderen Ansicht als Duval und Sobotta.

Das Uterusepithel beginnt in diesem Stadium Veränderungen zu zeigen. Das Protoplasma der Zellen erleidet eine hyaline Degeneration und der Kern schrumpft beträchtlich zusammen. Dieses ereignet sich vor allem in dem Seitenteil.

Zu Beginn des fünften Tages, also 104 Stunden nach der Begattung, habe ich fünf gut belegte Exemplare von Mus musculus und zwei von Mus ratus getötet. Bei diesen fand ich Stadien mit einigen kleinen Abweichungen, wie auf Fig. 33 dargestellt. Der individuelle Unterschied der Eier liegt in der verschiedenen Zahl der Keimpolzellen und in der verschiedenen Länge des von ihnen gebildeten Eizylinders. Dieses Stadium ähnelt den Figg. 8 und 9 von Robinson, 83 von Duval und 9 von Sobotta. Diese verschiedenen Autoren geben indessen, jeder in seiner Weise, ihren Befunden eine andere Zeitfolge. So setzt Robinson seine Figg. 8 und 9 auf den 7. Tag, Duval gleichfalls auf den 7. Tag, Burckhard zwischen 5. und 6. Tag der Trächtigkeit und Sobotta fast an das Ende des 6. Tages. Das ganze Ei scheint in medialem Durchschnitt wesentlich in seiner Länge vergrössert.

Es dringt nunmehr in seine Keimhöhle eine Zellenmasse hinein, Sobottas Eicylinder oder Eizapfen, welcher aus der Vermehrung der polygonalen Zellen der mittleren Schicht des Keimpoles entsteht. An seiner abgerundeten, in die Höhle der Keimblase vorspringenden Oberfläche wird er vom visceralen Dotterblatt bedeckt, dessen Zellen nach dem Ende des Eicylinders zu cylindrisch sind und am freien Ende eine netzartige Beschaffenheit ihres Protoplasma zeigen mit glänzenden Kügelchen, die von den Farbstoffen nicht gefärbt und von Osmiumsäure nicht geschwärzt werden. Seitwärts vereinigt sich der Eicylinder mit der äusseren, dünnen, antimesometralen Schale der Keimblase, auf deren innerer Oberfläche die Zellen des parietalen Dotterblattes ankleben. Ein Querschnitt an der Vereinigungsstelle von antimesometralem Blatt und Eicylinder teilt diesen in den mesometralen Abschnitt oder Ectoplacentarconus und in den antimesometralen oder eigentlichen Eicylinder.

In diesem Stadium lagert sich das Ei seitlich direkt an die Decidua an, soweit die Epithelzellen des Uterushornes ziemlich degeneriert, losgelöst und abgefallen sind. Aber auch seine anti- und mesometralen Abschnitte zeigen losgelöste Zellen im Degenerationsstadium.

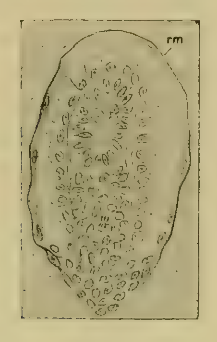
Nach Vollendung des fünften Tages tötete ich 16 Tiere, 12 Mus musculus und 4 Mus rattus. Der Eicylinder hat zu der Zeit an Umfang wesentlich zugenommen, dringt stark in die Keimblasenhöhle vor (Fig. 34) und verwandelt dieselbe zur Dottersackhöhle. Er besteht aus der inneren Zellengruppe, die in ihrem Zentrum eine kleine Furche (Lichtung) hat, welche nach dem antimesometralen Abschnitt gelegen sichtbar wird, und aus der Schicht des visceralen Dotterblattes, welche die innere Zellmasse handschuhartig umhüllt.

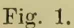
Auch die innere Zellengruppe, vergrössert sich schnell durch Vermehrung ihrer Zellen; sie ist bei ihrem Vordringen in die Keimblasenhöhle von einer einfachen, aus cylindrischen Zellen bestehenden Schicht des visceralen Dotterblattes umgeben und gleicht anfänglich einem vollständigen Cylinder. Die Zellen desselben bilden eine peripherische Schicht unter dem visceralen Dotterblatt aus kubisch-polygonalen Zellen und eine zentrale Schicht aus rundpolygonalen Zellen. Sehr schnell, wie die Figg. 34 und 35 zeigen, scheidet sich ein Teil der Zellen vom Eicylinder und manchmal geschieht dies deutlich in einer horizontalen Linie (dieses hat auch Sobotta beobachtet und sehr richtig in seinen Figg. 11 und 12 beschrieben), manchmal auch in einer undeutlich hervortretenden Linie, welche seitwärts vom Eicylinder unter das viscerale Dotterblatt läuft. Das erste ist das gewöhnliche, das zweite das seltenere.

Nach der Teilung des Eicylinders in einen antimesometralen Abschnitt und in einen mesometralen mit dem Ectoplacentarconus, erscheinen die Zellen des antimesometralen Abschnittes mehr cylindrisch und um ein bald längliches, bald sternförmiges Lumen strahlenförmig gruppiert. Die des mesometralen Abschnittes sind kubisch-polygonal äusserlich und rundpolygonal innerlich, bis zur Basis des Ectoplacentarconus. In diesem Zentrum bildet sich manchmal eine andere Lichtung, welche in seltenen Fällen als enge Spalte von dem Ende des Ectoplacentarconus ausgeht

(Textfigg. 3 und 4), wie das auch Sobotta in seiner Fig. 13 und in den Textfigg. a, b, c, d. Seite 296 sehr richtig angab.

Die Teilung in zwei Abschnitte und die Bildung der Lichtungen in den zwei Abschnitten ist sehr auffallend und veranlasste die verschiedenen Autoren zu verschiedenen Hypothesen.




Fig. 1.

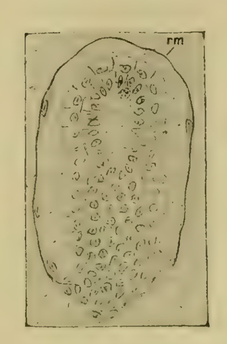


Fig. 2.

Für jetzt vermeide ich jede Erklärung über die Bildung der Lichtungen; bezüglich des antimesometralen Abschnittes können wir als feststehend annehmen, dass dieser bereits zum Ektoderm



Fig. 3.



Fig. 4.

des Embryo mit Amnio-Ektoderm verwendet ist. Die Schicksale des mesometralen Abschnittes werden wir in den weiteren Stadien kennen lernen.

Das viscerale Dotterblatt auf dem Eicylinder besteht aus cylindrischen Zellen und nur dort, wo es mit dem parietalen zusammenhängt, werden seine Zellen plötzlich abgeplattet. Jede

Cylinderzelle besteht aus drei gesonderten Teilen, a) dem kompakteren Teil mit homogenem Protoplasma, das sich durch Eosin dunkel färbt, und einem chromatinreichen Kerne, b) aus dem mittleren Teil, der in seinem netzförmigen Protoplasma wenige glänzende Tropfen von durchaus nicht fettartiger Beschaffenheit zeigt, c) aus der äusseren Zellenhaut, welche ein verdickter und durch Eosin deutlich gefärbter Teil des Protoplasmas ist. Das parietale Dotterblatt bildet keine zusammenhängende Schicht, und seine Zellen sind abgeplattet mit feinkörnigem Protoplasma. Nach meiner Ansicht wird der zusammenhängende Teil des parietalen Dotterblattes in Fig. 32 in Folge der grossen und schnellen Vermehrung des Dottersacks zerlegt und seine Zellen verbinden sich an ihrem antimesometralen Ende durch Fortsätze mit einander, oder entfernen sich in hohem Grade von einander (Figg. 33 u. 34). So erklärt sich nach meiner Idee die Anwesenheit vereinzelter Zellen des parietalen Dotterblattes am antimesometralen Ende. (Figg. 33 u. 34 und Textfigg. 1, 3 u. 4).

Die Zellen des Parietaldotterblattes sind in diesem Stadium mit den stark verbreiterten und sehr wenig Protoplasma aufweisenden Zellen der Aussenschale der Keimblase verbunden. Nur schwierig kann man einige in Zwischenräumen als mit der Decidua verbunden unterscheiden. So eng ist die Verbindung zwischen diesen und den Deciduazellen, dass man starke Vergrösserung braucht und besonders Öl-Immersion, um diese Unterschiede zu erkennen. Ihre glatte Oberfläche ist dicker und erzeugt eine mehr membranartige Hülle. Manchmal zerreisst dieselbe am antimesometralen Abschnitt in Folge seiner grossen Spannung. Dieses ist jedoch seltener und nur zweimal fand ich es bei gut fixierten Eiern, weshalb ich auch annehme, dass es sich nicht um künstliche Befunde handelt.

Ehe ich diesen Abschnitt beschliesse, möchte ich wenige Worte über den Ectoplacentarconus und den antimesometralen Abschnitt der Keimblase sagen. Der Ectoplacentarconus hat in diesem Stadium, wie Sobotta richtig beobachtet, verschiedene und unregelmässige Formen; für gewöhnlich bildet er einen Kegel; seine Basisseiten lagern sich der Decidua an, manchmal aber ist er nach der einen Seite zu vergrössert und lagert sich mit derselben an die Decidua an, anderswo wiederum zeigt er eine Spalte, welche bis zur Mitte des Eicylinders reicht. Seine Zellen

sind gelagert, wie die Zellen der Zungenpapille mit sehr dürftigen Kernteilungsfiguren.

Diese Bildung des conus bifurcatus (Textfig. 3 u. 4) erregte mir Gedanken über die Bildung des Kegels in geradem Gegensatze zu den von Selenka, Robinson, Duval, Jenkinson und anderen über ihn und über seine verschiedenen Arten gemachten Angaben. Die Raubersche Zellmasse zerreisst durch die Vervielfältigung ihrer Zellen, wie ich schon oben anführte, die nach dem mesometralen Abschnitt zu stark verdünnte äusserste Schicht des Keimpoles, und, frei geworden, ruft sie die Bildung der verschiedenen Typen des Ectoplacentarconus hervor. Der conus bifurcatus bezeugt dieses, weil die an seinem Ende erscheinende Furche, welche einige Autoren dort beginnen lassen und durch welche sie das Gastrulationsstadium erklären möchten, nach meiner Überzeugung an der mesometralen Lichtung beginnt, welche sich nach ihm zu öffnet, zumal wenn diese Lichtung in grosser Nähe des sich bildenden Kegels liegt. Also dringen (nach dem Zerreissen des Keimpoles und der Öffnung der mesometralen Lichtung nach dem mesometralen Lumen des Uterus zu) die Zellen des sich so öffnenden Kegels in das Lumen vor, in dem sie sich auf den beiden Seiten der vom Epithel entblössten Decidua fest anlegen, manchmal sogar unregelmässig, wie meine Textfiguren 3 und 4 und die Fig. 13 von Sobotta darstellen. Der antimesometrale Abschnitt des Eies zeigt wesentliche Veränderungen. Die Reichertsche Membran lagert sich entweder an die dicken Fortsätze der Riesenzellen oder an ihr ganzes Protoplasma direkt an, oder zwischen ihr und der Decidua schiebt sich ein Lumen des Uterushornes ein, das ohne Epithel und voll von degenerierten Epithelzellen und Blutextravasat ist, oder es treten grosse Furchen voll von roten und weissen Blutkörperchen oder wenigen adenoiden Zellen dazwischen. Die übrigen Furchen dieses Abschnittes und die seitlich befindlichen bilden sich einmal durch Abfall adenoider Zellen aus einigen Drüsen dieser Sektion, andererseits aber durch Ausguss von Keimfeuchtigkeit in die Zwischenräume der Deciduazellen. Sobotta gibt in seiner Beschreibung der Blutextravasate diesen Furchen eine Erklärung, mit der ich mich nicht zu befreunden vermag. Eine solche aktive Funktion der Riesenzellen auf den Uteruskapillargefässen kann ich unmöglich accep-

tieren, da solche Extravasate an Placenten anderer Tiere z. B. sp. der Fleischfresser, zu einem Zeitpunkt beobachtet werden, wo die Riesenzellen noch nicht in Erscheinung getreten oder noch klein und rund und ohne Fangfortsätze sind oder auch ein wenig weit von diesen Extravasaten liegen.

Die Prüfung von Eiern in den ersten Stunden des 6. Tages, nämlich 5 Tage und 6 Stunden, gleich 126 Stunden nach der Begattung, zu welcher Zeit ich 7 Tiere tötete, zeigt die folgenden Tatsachen.

Der vom visceralen Dotterblatt umgebene Eicylinder zeigt eine grosse und nach dem Ectoplacentarconus zu sich ausdehnende Höhle (Fig. 35), die sicherlich durch Vereinigung der nach und nach verbreiterten Höhlungen seines anti- und mesometralen Abschnittes entstand. Die um diese Höhle befindliche Zellenschicht besteht aus einer abwechselnd einfachen oder doppelten Reihe länglich-cylindrischer oder polygonal-pyramidaler Zellen, die nach dem Lumen zu lebhaftere Kernteilungen zeigen. Die Ansicht Sobottas, dass die zuerst sich zeigende Höhlung mesometraler Lage sei, erscheint mir nicht zutreffend. In den meisten Fällen fand ich sie in antimesometraler Lage, oder bei doppelter Höhlung erschien mir die antimesometrale als die früher gebildete. Vielleicht widerspricht dies anderen Tatsachen, aber ich ziehe es vor, mich auf meine Beobachtungen zu stützen, um nicht von der Wahrheit abzuweichen. Ein Blick auf die Textfiguren 1—4 und auf die Figuren 34 und 35, Taf. XXXII, bestätigt meine Beobachtungen. Trotz aller Vereinigung der beiden Höhlungen bleibt die Unterscheidung des vormals abgesonderten antimesometralen Abschnittes von dem mesometralen immer leicht zu machen, sei es durch eine klare Grenzlinie oder durch eine an der Peripherie des visceralen Dotterblattes befindliche Furche.

Der den eigentlichen Eicylinder umgebende Zellenmantel, nämlich das viscerale Dotterblatt, besteht besonders seitlich aus mehr cylindrischen Zellen, in deren Protoplasma im mittleren Abschnitt, anstatt glänzender Tropfen runde Körperchen durch Eosin oder durch Neutralrot gefärbt erscheinen; besonders erscheinen diese meistenteils sogar in dem nach dem Conus zu gelegenen visceralen Dotterblatt. Das parietale Dotterblatt bildet in diesem Stadium eine vollständige Schicht und zusammen mit der Reichertschen Membran, auf der sehr wenige mehr abgeplattete

Zellen des antimesometralen Keimblasenblattes existieren, die Aussenhöhle des Dottersacks. Dieser Mantel lagert sich jetzt stärker seitwärts der Decidua an, und die meisten Zellen platten sich durch den Druck ab und erhalten den Typ spindelartiger Zellen oder langer glatter Muskelfaserzellen. Einige von diesen vergrössern sich, zumal ihr Kern eine riesenhafte Grösse erreicht.

Mit der Vollendung des 6. Tages tötete ich 14 Tiere; 12 Mus musculus und 2 Mus rattus. In ihren Uterushörnern fand ich fast überall dasselbe Entwicklungsstadium des Eies, wie es auf Fig. 36 dargestellt ist, mit einigen kleinen individuellen Unterschieden. Zwei Unterschiede ergeben sich vornehmlich in diesem Stadium. Der eine betrifft den eigentlichen Eicylinder, der andere das Dotterblatt.

Der Eicylinder, welcher in diesem Stadium eine ziemliche Grösse erreicht, zeigt unter dem visceralen Dotterblatt drei Buckel, welche von einander durch deutliche Einschnürungen getrennt sind. Der eine derselben a liegt antimesometral und ist der bekannte erste kugelförmige Buckel (Ektoderm) mit den länglichen, cylinder-pyramidalen oder polygonal-pyramidalen Zellen; der zweite b liegt in der Mitte und besteht aus kubisch-polygonalen Zellen, und der dritte Buckel c, aus polygonalen Zellen bestehend, liegt mesometral und ist von dem mittleren durch Einschnürung, von der Basis des Ectoplacentarconus aber durch die bekannte Urfurche des Eicylinders getrennt, in der sich das viscerale Dotterblatt zum parietalen Dotterblatt umbiegt. Auch haben diese drei Buckel untereinander Verbindung durch eine und dieselbe Höhlung des Eicylinders, welche bis zur Basis des Ectoplacentarconus hinzieht. Die Mitosen um das Lumen sind jetzt zahlreich, besonders nach dem antimesometralen Abschnitt zu.

Das Dotterblatt erleidet in dem visceralen Teil eine wesentliche Veränderung nach dem antimesometralen Abschnitt und besonders nach dem freien Ende des Eicylinders zu. Seine Zellen platten sich ab und nur an den Seiten des antimesometralen Buckels zeigen sie kubische Form. Diese Veränderung ist wesentlich, weil das abgeplattete Epithel das innere Keimblatt (Endoderm) bildet. Sehr richtig bezeichnet daher auch Sobotta als falsch die Ideen von Selenka, Robinson, Duval und Jenkinson, welche das gesamte viscerale Dotterblatt als Endoderm ansehen; er sagt, „dass bei Annahme dieses

ganzen Blattes als Endoderm notwendig der ganze Rest als Ektoderm angenommen werden muss.“ Dieses aber ist nicht richtig, weil, nach dem obigen, nur der antimesometrale Abschnitt des Eicylinders das äussere Keimblatt (Ektoderm) bildet, dagegen die beiden anderen Buckel aus indifferenten Zellen bestehen. So können wir auch andere weitere Phänomene erklären, da bei Annahme des ganzen Eicylinders als Ektoderm (Selenka, Duval etc.) oder Epiblast (Robinson, Assheton, Heape, Jenkinson), dagegen des ganzen visceralen Dotterblattes als Endoderm (Selenka, Duval etc.) oder Hypoblast (Robinson, Assheton, Heape, Jenkinson) sich alles verwirrt. Das parietale Dotterblatt ist in diesem Stadium vollständig, es hat die leeren Stellen durch Vermehrung seiner Zellen vervollständigt, wie das die verschiedenen Mitosen zeigen. Dieses parietale Dotterblatt ist an die dickere Reichertsche Membran angelagert, nur an sehr wenigen Punkten werden sehr abgeplattete Zellen des äusseren Keimblasenblattes mit stark verlängerten Kernen bemerkt, welche karyolytische Bilder aufweisen.

Das Ei des beschriebenen Stadiums nähert sich der 13. Skizze von Robinson, ist sehr ähnlich der Fig. 93 von Duval, der 8. von Jenkinson, der 8. von Burckhard und der 14. und 15. von Sobotta. Diese Autoren sind bezüglich der Chronologie der Befunde ein oder zwei Tage im Vorsprunge. Burckhard setzt seine Figur 7 an das Ende des 6. Tages, seine Figur 8 aber in die Mitte des 7. Tages, er ist der einzige, welcher sich stark meinen Präparaten nähert. Meine Präparate beschreiben die zwischen die beiden Bilder von Burckhard fallenden Stadien.

Bei 13 im ersten Viertel des siebenten Tages, also 120 Stunden nach der Begattung, getöteten Tieren fand ich Eier, die in der Mehrzahl die in der Fig. 37 geschilderte Form hatten. In diesem Stadium existieren hinlängliche individuelle Unterschiede, die fast sämtlich die grössere oder geringere Verbreiterung des Uterus-Lumens des Eizylinders betreffen, in seinem antimesometralen und mesometralen Abschnitt (Grösse und Form). Die mehr verbreiterte Centralhöhle des antimesometralen Abschnittes wird jetzt von einem dickeren Ektoderm umgeben, das aus einer Schicht länglicher Zellen mit vielen Mitosen besteht. Die Höhlung des mesometralen Abschnitts nimmt gegen früher an Breite zu und erhält einen Fortsatz nach dem zweiten Buckel zu, daher wird

manchmal auf den Schnitten in diesem Buckel eine kreuzförmige Höhlung bemerkt. Diesen zweiten Buckel beschreibt Sobotta irriger Weise als ursprüngliche Amniumfalte (Fig. 15). Wir werden weiter unten sehen, wann und woher das Amnion entsteht, und zu welcher Bildung der zweite Buckel mit der Höhle beiträgt. Das Ende der mesometralen Höhle dringt fast bis zur Basis des Ektoplacentarconus, ohne aber in dieser Periode über sein Ende hinaus zu greifen.

Das viscerale Dotterblatt um den Eicylinder unterscheidet sich nicht sehr wesentlich von dem voraufgehenden Stadium, nur die Zellen am Ende seines antimesometralen Abschnitts oder Endoderms sind mehr abgeplattet, diejenigen im Seiten-Abschnitt des ganzen Eicylinders sehr zylinderförmig und mit dichter Hülle an ihrer freien Oberfläche, mit netzartigem Protoplasma, mit grossen Eiweisskörperchen und glänzenden Tropfen in der Mitte und in ihrem kompakteren Ende durchaus homogen und von Eosin dunkel gefärbt. Das parietale Dotterblatt zeigt an seinem antimesometralen Ende mehr Zellen. Das beschriebene Stadium weist einen wesentlich nach Länge und Breite vergrösserten Eicylinder auf und ähnelt den Figuren 14 von Robinson, 94 und 101 von Duval und 15 von Sobotta, aber ohne Übereinstimmung bezüglich des Alters dieser Figuren. Nur mit dem Alter der Burckhardschen Fig. 8 ist fast völlige Übereinstimmung. Der Unterschied ist nur ganz klein. In diesem Stadium zeigt die das Ei umgebende Decidua wesentliche Unterschiede.

Durch seine weitere Entwicklung und durch die Erscheinung des Mesoderms tritt das Ei in eine neue komplizierte Phase ein.

Kapitel III.

Entwicklung des Mesoderms und dadurch bewirkte Trennung des embryonalen Ektoderms vom mesometralen Abschnitt.

Vom Stadium der Erscheinung des Mesoderms durchläuft das Ei sehr wesentliche Veränderungen. Die weitere Entwicklung geht nun mit solcher Schnelligkeit vor sich, dass der Forscher, um nicht in irrige Erklärungen zu verfallen, Eier aus Uterushörnern nicht nur zu Ende jedes folgenden Tages, sondern auch alle sechs Stunden desselben Tages berücksichtigen muss.

Die Fig. 38, von Präparaten des siebenten vollendeten Tages herrührend, zeigt ein Ei von fast derselben Länge, wie das vorhergehende, aber von grösserer Dicke. Das kommt zum Teil von anderen Umwandlungen des antimesometralen und mesometralen Abschnittes her, besonders aber von der Erscheinung und weiteren Zunahme des Mesoderms.

Zur Untersuchung dieses Stadiums wurden am Ende des siebenten Tages im Ganzen 20 Tiere, 13 Mus musculus und 7 Mus rattus, getötet. Einige dieser Eier zeigen an den Uterusanschwellungen auf den Mittelschnitten eine beiderseits gleichmässige Vergrösserung des Mesoderms, die meisten aber haben den Typus von Fig. 38, wo in dem einen Abschnitt das Mesoderm mehr entwickelt ist, und zwar in dem hinteren Teil des Embryo (Robinson) während in dem andern Teil nur zwei oder drei Zellen vorhanden sind.

Der ganze Eicylinder ist jetzt deutlich abgeteilt in einen etwas grösseren antimesometralen Abschnitt (Embryonal-Ektoderm) mit sehr weiten Höhlungen, und in zwei kleinere, unregelmässige, kugelförmige, mesometrale Buckel, welche gleichfalls eine weite, aber kleinere und noch mehr unregelmässige Höhlung einschliessen. Die Höhlungen verbindet ein dünnes Röhrchen, welches Duval interamnio-placentaire benannt hat, während ich es als Verbindungsröhre bezeichnen will, da wenigstens für jetzt nichts die Benennung der Ektoderm-Höhle als einer Amnionhöhle rechtfertigt. Eher könnte man sie schon als Proamnionhöhle bezeichnen. Aber auch dieses erachte ich für voreilig, da sich die Benennung, wie wir ersehen werden, erst für ein folgendes Stadium rechtfertigen lässt.

An der antimesometralen Abschnürung, welche das Ektoderm von den beiden anderen mesometralen Buckeln trennt, und unter dem visceralen Dotterblatt erscheint in diesem Stadium eine Zellengruppe, welche manchmal aus ganz wenigen (3—4) Zellen, manchmal aus einer grösseren Anzahl und manchmal aus einer ganzen Zellenschicht besteht. Diese Schicht bildet das Mesoderm, scheidet sich von dem visceralen Dotterblatt durch eine helle Linie und hebt sich stark von ihm in der Farbe ab. Gerade dieser Unterschied der Färbung und manches andere zwangen mich zu einem eingehenden Studium über den Ursprung des Mesoderms, da Zweifel hierüber (Robinson, Jenkinson, Sobotta) hinsicht-

lich des Mäuseeies existieren. Wie das Studium meiner Präparate vom siebenten Tag lehrt, entwickelt sich das Mesoderm erst nach der Teilung des Eizylinders in einen antimesometralen Abschnitt, welcher das Ektoderm bildet, und in einen mesometralen, welcher eine noch undifferenzierte Masse umwandlungsfähiger Zellen in sich vereinigt. Dieses Mesoderm kann sich keineswegs aus dem visceralen Dotterblatt bilden, das mit Unrecht Duval endoderme und Robinson sowie Jenkinson hypoblast nennen. Ferner entsteht es nach meiner Überzeugung nicht aus dem zum Ektoderm umgewandelten Teile des Eicylinders, wie Fraser, Selenka usw. angeben, sondern aus anderer Quelle; aber woher?

Die Widersprüche der Autoren einerseits und der Verdacht Sobottas andererseits, „dass der ganze Eizylinder kein Ektoderm

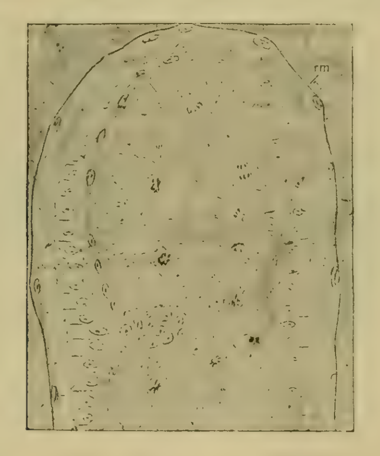


Fig. 5.

ist," wie alle Forscher behaupten (Selenka, Duval, Robinson, Jenkinson u. s. w.), macht mich in meinen Forschungen über den Ursprung des Mesoderms sehr vorsichtig.

Bei einer sorgfältigen Revision meiner Präparate beobachtete ich auf der äusseren Oberfläche des mittleren Buckels des Eicylinders, und an seiner Vereinigung mit dem antimesometralen Buckel (Ektoderm) einige Zellen (2—3) (Textfig. 5) oder auch bis 5 an der Zahl, welche losgelöst vom mittleren Buckel sich in dem kleinen prismatischen Raum (erste oder antimesometrale Einschnürung) und dem ausserhalb liegenden, visceralen Dotterblatt einlagerten. In anderen meiner Präparate gab es bis zu neun

Zellen, (Fig. 38 und Textfigg. 6 und 7) und an anderen endlich bildete sich ein dickeres Blatt, wie in Textfig. 5 dargestellt ist. Einige von diesen Zellen erscheinen an dem einen Ende vereinigt mit der Zellenschicht dieses mittleren Buckels, (Fig. 38 und Textfigg. 5, 6 und 7), und die Richtung ihrer Kernachsen ist anfänglich identisch mit derjenigen der Kerne von den Mittelbuckelzellen, wird aber sodann nach Freiwerdung der Zelle indifferent. Im allgemeinen ist ihre Färbung ähnlich derjenigen der Zellen des mittleren Buckels. Ausserdem beobachtete ich noch einen anderen Umstand, welcher mich überzeugte, dass man unmöglich die Entstehung dieses Mesoderms aus dem visceralen Dotterblatt annehmen darf. Zunächst trennt jetzt eine deutliche helle Linie



Fig. 6. Fig. 7.

dieses viscerale Dotterblatt von den Buckeln des Eicylinders oder von dem entwickelten Mesoderm, zweitens sind die Mitosen des visceralen Dotterblattes nicht nur wenig zahlreich in diesem Abschnitt, sondern, und das ist das wesentliche, sie fehlen ganz und gar in der betreffenden Gegend oder finden sich im Falle des Vorkommens eher in dem Abschnitt nahe dem Ektoplacentarconus.

Dagegen erscheinen mehr Mitosen in den Zellen des mittleren Buckels. Wenn die Entwicklung des Mesoderms an der Stelle des in Endoderm umgewandelten Abschnittes des visceralen Dotterblattes anfinge, so würde die Erklärung hierfür leicht sein, nachdem in den letzten Zeiten viele Autoren, darunter auch Bonnet, die Entstehung des Mesoderms aus dem Endoderm

beglaubigt haben. Aber ich sehe nicht nur an meinen Präparaten, sondern auch an den ähnlichen meiner Vorgänger, dass das Mesoderm sich von der bestimmten Stelle her bildet und dann nach dem antimesometralen Abschnitt des Eicylinders vordringt. Obwohl Sobotta in der Beschreibung seines Materials vom Mesoderm nicht redet, erachte ich nichtsdestoweniger in dem zweiten Abschnitt (Besprechung der Literatur) sowohl seine Entstehung aus dem Dotterendoderm, da letzteres gar kein Endoderm ist, als auch aus dem Ektoderm für unwahrscheinlich. Folglich entsteht bei der Maus das Mesoderm aus einer Schicht undifferenzierter Zellen, welche den mittleren Buckel bilden. Die Entstehung dieses Mesoderms beginnt mit sehr wenigen Zellen in dem Raume der antimesometralen Einschnürung und durch Vermehrung der entstandenen Zellen, wie die Kernteilungsfiguren beweisen; das Mesoderm vergrössert sich und dringt nach den Seiten des Eicylinders und nach dem mesometralen und antimesometralen Abschnitte vor, vor allem nach dem letzteren, als ein Zwischenglied zwischen dem visceralen Dotterblatt und den beiden Buckeln.

Die Fig. 39 stellt ein Ei in den ersten Stunden des achten Tages dar, wo 23 gut begattete Tiere, 19 Mus musculus und Mus rattus, getötet wurden. Bei allen zeigt das Ei und besonders der Eicylinder fast dieselbe Form mit kleinen unwesentlichen Abänderungen.

Die ganze Länge des Eicylinders ist ein wenig vergrössert; in beiden Abschnitten sind ihre Zentralhöhlen wesentlich vergrössert und nur durch eine enge Zwischenröhre verbunden. Von den beiden Abschnitten erscheint der antimesometrale nach Länge und Dicke vergrössert und zeigt jetzt auf der inneren Oberfläche reichlichere Mitosen; der mesometrale hat im Gegensatz zu den zwei Buckeln des vorhergehenden Stadiums jetzt infolge der Verbreiterung seiner Höhle nur noch einen Buckel, die sogenannte Ektoplacentarplatte, welche eine bald unregelmässig runde, bald unregelmässig kubische Höhlung einschliesst. Das Mesoderm hat sich ziemlich nach dem mesometralen und nach dem antimesometralen Abschnitt ausgedehnt, zieht sich zwischen Endoderm und Ektoderm hin und bildet zwischen ihnen ein Zwischenglied von einer oder zwei Reihen von Zellen. Unter seinen Zellen beobachtet man reichlichere Mitosen, an einer mehr ver-

dickten Stelle befinden sich zwei oder drei dreieckige Spalten oder auch runde Höhlungen.

Im Vergleich zu früheren Stadien hat sich die Decidua erheblich verändert, indem nicht nur an dem antimesometralen Abschnitt, sondern auch an den Seiten grosse Lücken erschienen sind, welche mit roten und weissen Blutkörperchen angefüllt sind.

Die beiden folgenden Figg. 40 und 41 betreffen die weitere Entwicklung des Mesoderms und des sich hierdurch von dem mesometralen Abschnitt oder der Ektoplacentarplatte trennenden embryonalen Ektoderms. Sie wurden ausgewählt aus Eipräparaten von der Mitte des achten Tages, d. h. vom siebten Tage + 12, resp. + 16 Stunden. Es wurden dazu 29 Tiere getötet, 23 Mus musculus und 6 Mus rattus.

In diesem Stadium sind einige individuelle Unterschiede vorhanden, welche nicht nur bei den beiden Mäusearten, sondern auch bei Eiern einer und derselben Art und oft sogar ein und desselben Uterus-Hornes beobachtet werden.

Drei Veränderungen sind jetzt besonders von Interesse: a) Die Trennung des antimesometralen Abschnittes von dem mesometralen, d. h. dem embryonalen Ektoderm mit seiner Höhlung; b) die weitere Entwicklung und Ausdehnung des Mesoderms; c) die Invagination der Ektoplacentarplatte.

a) Der antimesometrale Abschnitt wird mit der zunehmenden Dicke und Grösse des Mesoderms ungefähr in der Mitte des Eizylinders eingeschlossen und sondert sich ab in einen besonderen Abschnitt als embryonales Ektoderm. Seine Höhlung, welche vorher durch ein feines mittleres Röhrchen mit dem mesometralen Abschnitt kommunizierte, bildet jetzt eine geschlossene Höhlung. Der ganze Abschnitt des Ektoderms besteht aus sehr länglichen polygonal-pyramidalen Zellen, von denen sich besonders die an die Höhlung angrenzenden in lebhafter Mitose befinden. Sein mittlerer dünner Abschnitt besteht aus kubischen Zellen (Fig. 40×) und wandelt sich bei der fortschreitenden Verbreiterung der Ektodermhöhlung in einen noch dünneren Zellengürtel um (Fig. 41 amf), der die erste Anlage des Amnion ist. Deshalb kann man sehr richtig die so verdünnte Falte (Amnionfalte) als ursprüngliches Amnion bezeichnen und die eingeschlossene Höhlung als Proamnionhöhle. Duval (Figg. 94—97) benennt vor der Trennung des

antimesometralen Abschnittes vom mesometralen die Höhlung am antimesometralen Abschnitt cavité amniotique, die mit dem mesometralen kommunizierende Röhre canal interamnio-placentaire; ebenso benennt Sobotta (Fig. 15) die antimesometrale Höhlung Amnionhöhle, dagegen die mesometrale Ectoplacentarhöhle. Meines Dafürhaltens ist die Benennung „Amnionhöhle“ und noch mehr die Benenung „Proamnionhöhle“ richtig, nachdem der antimesometrale Abschnitt (Ektoderm) sich von der mesometralen Zellenschicht losgetrennt hat.

Noch ein anderes habe ich hier bezüglich der Figg. 107 u. 108 Duvals zu erwähnen. Duval nimmt an, dass bei der Trennung der beiden Abschnitte eine dünne Zellenröhre (canal interamnio-placentaire) existiert und dass die beiden Höhlungen mit einander kommunizieren; ich konnte niemals bei meinem best fixierten und nach der Eilängsachse trefflich geschnittenen Präparaten diese entdecken und folgere daraus, dass eine solche von einer Zellenschicht umgebene Röhre überhaupt nicht existiert und nur den schlecht fixierten Präparaten Duvals ihre angebliche Existenz verdankt. Mit diesem Zellenkanal will Duval die Erklärung der Bildung des Amnion erleichtern, er will nämlich seine Leser überzeugen, dass das Amnion schon in diesem Kanal ursprünglich existiert. Sobotta wiederum deutet den Vorgang auf andere Weise. Beide aber dürften sich nach anderen Beobachtungen auf dem Irrwege befinden.

b) Das durch Vermehrung seiner Zellen stark verdickte Mesoderm zeigt im Zentrum des Eies mehrere Hohlräume (Fig. 40 m. r.), welche untereinander kommunizieren und schliesslich eine besondere, grössere, mittlere Höhle liefern. Letztere trennt den mittleren Abschnitt des Mesoderms in ein antimesometrales (Fig. 41 mam.) und ein mesometrales, welches zugleich in die Invagination der Ektoplacentarplatte eindringt (Fig. 41, mepl). Das antimesometrale Mesoderm aber, das auch erheblich dicker ist, bildet auf der ganzen Oberfläche des Ektoderms einen Überzug, in welchem die Mitosen auch reichlicher sind. Den oben beschriebenen, im Mesoderm gelegenen, unregelmässigen mittleren Hohlraum Fig. 41, m. h. (Annex-Raum), nennt Robinson Cavität, Duval cavité pleuroperitoneale oder interannexielle, Erchia coelomatische, extraembryonale Höhle. Die Benennung Duvals cavité interannexielle ist die beste.

c) Der mittlere Buckel, Fig. 38b, bildet nach der Trennung des antimesometralen Teiles (Ektoderms) eine geschlossene Blase, die Ektoplacentarplatte (cpl); ihr dem antimesometralen Abschnitt zugewendeter Teil invaginiert sich unter dem Druck des inmitten des Eizylinders sich mehrenden Mesoderms nach der Höhle (eplh) zu (Fig 40). Das ihr benachbarte Mesodermblatt (mepl) folgt ihr bei der Invagination nach. Beide eingestülpten Blätter (mepl u. cpl) bestehen aus einer einfachen Lage kubischer Zellen. In diesem Stadium unterliegt die Decidua um das Ei herum nunmehr wesentlicheren Veränderungen.

Zu Ende des achten Tages wurden 31 durchaus gut belegte Tiere getötet, 26 Mus musculus und 5 Mus rattus. Die in ihren Uterushörnern aufgefundenen Eier hatten zwar unter sich Verschiedenheiten, sodass man annehmen konnte, es handle sich um verschiedene Stadien, aber fast alle leiteten sich aus dem verschiedenen Zustande der Durchschnitte der nicht immer regelmässig den Uterus-Anschwellungen angelagerten Eier her. Bei den meisten Tieren fand ich die in Fig. 42 gezeichneten Verhältnisse, welche ich auch als die für dieses Alter typischen halte. Duval beschreibt eine fast ähnliche Figur, (105 und 106) als dem neunten Tage angehörig; Robinson übergeht dieses Stadium.

Auch jetzt hat man drei Dinge zu beobachten.

a) In dem embryonalen Abschnitt zeigt das Ektoderm nach der Höhlung zu die Medullarrinne (m. r). Zu ihren beiden Seiten existieren die dicken Medullarwülste, bestehend aus einer einfachen Reihe länglich-pyramidaler Zellen, von denen viele nach der Höhlung zu sich in Mitose befinden; dann folgt in dem entgegengesetzten Abschnitte und nach der mittleren Höhlung (m. d.) zu eine dünne Platte, das Amnion, welches aus einer Ektodermlage (eam) und dem Mesoderm-Blatt (mam) besteht. Diese dünne Platte bildete sich durch die Verbreiterung der Proamnionhöhle und durch die Verdünnung des in vorhergehender Fig. 41 gezeichneten Uramnion (amf). Hätte Sobotta bis zu diesem Stadium die Entwicklung des Mäuseeies verfolgt, so hätte er sicherlich den mittleren Buckel des Eizylinders, welchen er in Fig. 15, Taf. XVIII, Bd. 61 mit × bezeichnet, nicht als die erste Anlage des Amnion angenommen.

b) Die Invagination der Ektoplacentarplatte (epl) in die Höhle (eplh) ist in diesem Stadium beträchtlicher, wobei ihr auch das Mesodermblatt nachfolgt.

c) Die zwischen der Ektoplacentarplatte und dem Amnion befindliche Zwischenhöhle (m. h.) ist grösser und unregelmässig viereckig geworden; sie ist seitwärts von einer dichten Mesodermschicht begrenzt, in welcher einige kleine Lücken behufs Lostrennung eines speziellen Mesodermblattes erscheinen, worüber unten weiter geredet werden wird; sie muss als Mesodermraum (on. h.) bezeichnet werden, da sie ringsum von Mesoderm begrenzt wird.

In diesem Stadium schmiegt sich das Ei durch die dicke Reichertsche Membran an die sehr grosse Veränderungen aufweisende Decidua dicht an. Die Blutextravasate rings um das Ei und die verschiedenen Deciduacavitäten, welche von weissen und roten Blutkörperchen strotzen, sind grösser und zahlreicher geworden, so dass man sagen darf: Das ganze Ei schwimmt in Blutextravasaten.

Die folgende Fig. 43 zeigt das Stadium nach Vollendung des neunten Tages, für welches ungefähr 25 Tiere von Mus musculus geopfert wurden. Die aus ihren Uterushörnern freigelegten Eier zeigen mehr individuelle Unterschiede als jene des vorhergehenden Stadiums, welche ich wegen Vereinfachung dieser Arbeit übergehe. Meine Fig. 43 stimmt mit Duvals Fig. 109 überein, aber in vielen Punkten ist sie detaillierter und genauer. In diesem Stadium ist das Ei im Umfang beträchtlich gewachsen und hat sich ziemlich abgerundet. Meine Beobachtungen an den drei oben erwähnten Abschnitten des Eies fassen sich dahin zusammen:

a) In dem embryonalen Abschnitt ist jetzt das Amnion besser ausgebildet, bestehend aus seinen gut fixierten Blättern (Fig. 43 am). Es schliesst mit der Ektodermplatte des Embryo die Amnionhöhle ein (Fig. 43 amh). Das Ektoderm des Embryo zeigt in seiner Mitte die gutgebildete Medullarrinne (Fig. 43 mr), und zu ihren beiden Seiten die Medullarwülste (Fig. 43 mw). Das Mesoderm besteht: 1. aus zwei dicken Abschnitten, in deren Mitte die Chorda (Fig. 43 ch) liegt, 2. aus den seitlichen Abschnitten, welche in das Amnionmesodermblatt und in das viscerale Blatt gespalten sind. In letzterem treten jetzt zwei kleine Me-

soderm-Zellengruppen (area vasculosa Fig. 43 ar) auf, welche an der Seite des Eies und innerhalb des visceralen Dotterblattes liegen. An der vom Embryo abgewandten Seite überzieht hierauf das Mesodermblatt (mepl) den eingestülpten Teil der Ektoplacentarplatte (epl), mit welcher es sich berührt.

Das Endoderm wird aus abgeplatteten Zellen, wie in den vorhergehenden Stadien, gebildet, und trennt sich deutlich von der Chorda und dem Mesoderm.

b) Die Ectoplacentarplatte ist in diesem Stadium sehr ausgedehnt und strebt nach Berührung mit dem Ectoplacentarconus (ckpc). Ihre beiden Blätter zeigen zwischen sich eine längliche Spalte (Fig. 43 eplh). Der sich an die Ektoplacentarplatte anschliessende Ektoplacentarconus zeigt viele Mitosen und setzt sich mit einer Zellenschicht der Decidua und mit den grossen Fortsätzen der Riesenzellen in Verbindung. Die Decidua bildet um das Ei einen Gürtel aus Riesenzellen (reflexa), welche untereinander durch dicke Fortsätze verbunden sind, zwischen denen Blutkörperchen eingeschlossen sind.

In Ergänzung meiner ganzen Arbeit gehe ich nun zu dem Stadium des ersten Viertels des 10. Tages über. Dieses unterscheidet sich nicht sehr wesentlich von dem vorhergehenden und nur der Kopfteil des Embryo und die Grösse der Allantois geben ihm seinen verschiedenen Charakter. Es wurden im ganzen 21 gut begattete Tiere von Mus musculus getötet. Von ihnen lieferten die meisten einen Befund, wie er in Fig. 44 dargestellt ist.

In diesem Stadium studierte ich die Form des Embryo, den Austritt und die Grösse der Allantois und die Vereinigung der Ektoplacentarplatte mit dem Ektoplacentarconus.

Der Embryo ist in diesem Entwicklungsstadium dem der übrigen Säugetiere fast ähnlich; nur seine Allantois (al) bildet einen einheitlichen Fortsatz des Schwanzteiles (kaudalen Endes) des Mesoderms und dringt in die Mesodermhöhle hinein in die Gegend der Ektoplacentarplatte (Fig. 44 al). Das freie Ende der Allantois besteht aus mehr sternförmigen Zellen, ihr mittlerer Abschnitt aus polygonalen Zellen, welche eine dichtere Schicht ausmachen. Der ganze Embryo, welcher am Kopfende einen gut hervortretenden Vorderdarm (Fig. 44 v. d.) zeigt, wird rückwärts bis zum Fortsatz der Allantois von dem Amnion umgeben.

Mit diesem Stadium schliesse ich meine Arbeit, wenn ich auch noch für zwei weitere Stadien Material besitze. Ich tue das, weil ich für die Zwischenstadien vom 10. zum 11. Tage ohne Material bin.

Die Ergebnisse meiner Untersuchung fasse ich in folgende Sätze zusammen:

1. In den ersten 12 Stunden nach der Begattung befinden sich die Eier der Maus in dem ersten Abschnitt der Tube und besitzen eine Richtungsspindel mit acht Chromosomen und acht dicken achromatischen Fasern. Einige von diesen Eiern haben auch schon einen oder mehrere Richtungskörperchen, deren Anzahl in letzterem Falle meist eine grössere als die von Sobotta angegebene ist. Sodann finden sich Eier mit weiblichem Vorkern oder sowohl mit männlichem als mit weiblichem Vorkern, welche beiden bald weiter, bald näher beieinander liegen. In den nächsten 12 Stunden spielt sich die Vereinigung der beiden Vorkerne ab, welche Sobotta sehr gut beschrieben hat, und die ich leider aus Mangel an Material nicht beobachten konnte. Am Ende des ersten Tages, 24 Stunden nach der Begattung, hat sich bereits das zweizellige Stadium gebildet.

2. In den ersten 12 Stunden des zweiten Tages wird das Ei bis zu sechs Zellen geteilt, in den zweiten 12 Stunden wird es bei schnellerer Furchung bis zur Zahl von 28 Zellen geteilt. Alle Eier bewahren in dieser Zeit noch die Zona pellucida.

3. Gegen Ende des dritten Tages befinden sich die Eier im Uterus und kommen in das Stadium der länglichen Keimblase durch die von mir beschriebene Aussonderung von Feuchtigkeit in einer Art von glänzenden Tropfen in die Zwischenräume der Zellen des dünneren Eipols. Viele Eier haben noch die Zona pellucida oder doch Teile derselben. Dieses überzeugte mich, dass die Eier mit der Zona pellucida in den Uterus eindringen und dieselbe abwerfen. Die Implantation des Eies in die Uterushöhle geschieht nicht gleich bei seinem Eindringen, sondern nach einigen Stunden, nachdem der Keimpol sich nach oben, also mesometral gelagert hat, der entgegengesetzte dünnere nach unten oder antimesometral. Die Implantation des Eies erfolgt bald am Ende des antimesometralen Abschnittes des Uterus-Lumens, bald in seiner Mitte.

4. Im ersten Viertel des vierten Tages rundet sich die Keimblase ab, (Blastula-Stadium); in ihrer Mitte wird sie oval und an ihrem Ende wird sie sehr länglich mit regelmässigem mesometral gelagertem Pol. In dieser Periode besteht das Ei aus zwei gut unterscheidbaren Abschnitten, aus dem antimesometralen oder blasigen und dem mesometralen oder vollzelligen. Der antimesometrale zeigt ein einzelliges Blatt der aus abgeplatteten Zellen bestehenden Blase und enthält die Keimblasen-Flüssigkeit, der mesometrale ist ein kegelartiger Körper (Ektoplacentarconus), welcher von aussen nach innen zu besteht: a) aus einer Reihe sehr abgeplatteter Zellen, welche die Fortsetzung des einzelligen Blattes des antimesometralen Abschnitts der Keimblase bilden, b) aus der innerhalb derselben befindlichen Zellenschicht des Keimpoles oder Rauberschen Schicht, bestehend aus 3—5 Reihen polygonaler Zellen mit dunkler gefärbtem Protoplasma, und c) aus der ganz innerhalb und in Verbindung mit der Flüssigkeit der Keimblase stehenden einzelligen Schicht oder dem Dotterblatt, welches sich ganz verschieden von den übrigen Zellen des Keimpoles färbt. Von diesen drei Schichten verdünnt sich die äussere und verschwindet in den weiteren Stadien, die beiden inneren dagegen bilden den Eizylinder mit dem Dotterblatt.

5. Zu Anfang des fünften Tages stellt sich das Phänomen der Inversion des Blattes durch Vergrösserung des Keimpoles nach der Keimhöhle zu ein, in der Mitte des fünften Tages unterscheidet sich der Eizylinder in einen antimesometralen und mesometralen Abschnitt, der sich von diesem und dem Conus nicht deutlich abgrenzt; zu Ende des fünften Tages ist der Eizylinder stark verlängert und besteht aus den folgenden Teilen: a) aus dem einzelligen visceralen Dotterblatt, welches den ganzen Eizylinder umhüllt und von zylindrischen Zellen gebildet wird, b) aus dem innerhalb desselben und antimesometral sich befindenden Ektoderm, welches aus länglichen cylindro-pyramidalen Zellen besteht, strahlenförmig um eine Lichtung herum sich lagert und durch eine deutliche und undeutliche Linie von dem übrigen mesometralen Abschnitt getrennt ist, c) aus der übrigen mesometralen Zellengruppe des Eizylinders, welche gleichfalls vom visceralen Dotterblatt umgeben, aus kubisch-polygonalen Zellen besteht und eine Lichtung aufweist, welche manchmal wie eine Spalte am Ende des Conus (Träger) endigt und d) aus dem mit der meso-

metralen Zellenschicht zusammenhängenden Conus, der aus abgeplatteten, polygonalen Zellen zusammengesetzt ist. Zu Ende des fünften Tages trennt sich der Dottersack der Maus von der dünnen Reichertschen Membran, welche aus Absonderung der einzelligen Schicht der Keimblase hervorging; innerhalb findet sich ohne Verbindung die Schicht des parietalen Dotterblattes.

6) Im ersten Viertel des sechsten Tages erscheint im mesometralen Abschnitte des Eizylinders die deutlich sichtbare Höhlung, welche sich nach dem antimesometralen Abschnitt und dem Conus ausdehnt. In der Mitte des sechsten Tages bildet sich durch Vereinigung und Verbreiterung der Höhlungen am ganzen Eizylinder eine einheitliche Höhlung. Zu Ende des sechsten Tages besteht der verlängerte Eizylinder aus drei durch Einschnürungen getrennten Buckeln, nämlich aus einem antimesometralen oder dem Ektoderm, und zwei mesometralen, von denen der letzte mit dem Conus zusammenhängt. Alle Buckel sind von dem visceralen Dotterblatt umgeben, welches nicht nur funktionelle Unterschiede zeigt, sondern auch anatomische, weil sein nach dem antimesometralen Abschnitt zu belegener abgeplatteter Teil jetzt das Endoderm bildet. Das parietale Dotterblatt besteht aus nunmehr voller einzelliger Schicht und hüllt innerhalb die Reichertsche Membran ein.

7. Zu Beginn des siebenten Tages tritt eine grössere Verbreiterung der Eizylinderhöhle ein und besonders nach dem antimesometralen Abschnitte zu eine grössere und unregelmässigere Verbreiterung der Höhle des mittleren Buckels. Zu Ende des siebenten Tages geschieht die Bildung des Mesoderms durch Lostrennung weniger Zellen von der äusseren Oberfläche des mittleren Buckels und eine grössere Verbreiterung der Buckelhöhlungen.

8. Zu Anfang des achten Tages beginnt mit der weiteren Vergrösserung des Mesoderms die Verengerung in der Mitte des Eizylinders und das Hineinwachsen des Mesoderms zwischen Endoderm und Ektoderm an dem antimesometralen Abschnitt. In der Mitte des achten Tages erfolgt durch die stärkere Vergrösserung des Mesoderms in der Mitte des Eizylinders die Trennung des antimesometralen Abschnitts oder Ektoderms von dem mesometralen oder der Ektoplacentarplatte. In der Mitte des Mesoderms er-

scheinen Spalten, welche sich vereinen und die Zwischenhöhle (Mesodermhöhle) bilden. Am Ende des achten Tages lässt sich die Amnionfalte unterscheiden, ferner vollzieht sich durch das Eindringen eines Teiles des Mesoderms in die Ektoplacentarplatte deren Invagination.

9. Am neunten Tage und besonders zu Ende desselben erfolgt eine wichtige Veränderung am embryonalen Abschnitt, nämlich die Ausbildung der Medullarrinne und der Chorda, die Teilung des Mesoderms in ein viscerales und parietales Blatt, die Bildung der Area vasculosa und ihrer Umhüllung von einem dünnen Mesodermblatt, die Anlage der Allantois aus dem Schwanzteile des Mesoderms.

10. In den ersten Stunden des zehnten Tages erfolgt die Anlage des Kopfes des Embryo, die Ausdehnung der Allantois nach der Ektoplacentarplatte hin, und die Anlagerung dieser Platte an die Mitte des Conus. Im allgemeinen rundet sich das Ei an diesen beiden Tagen ziemlich ab.

Literaturverzeichnis.

1. Assheton, R.: A reinvestigation into the early stages of the Development of the Rabbit. Quart. Journ. Micr. Sc., XXXVII, 1894.
2. Derselbe: The Segmentation of the Ovum of the Sheep. Quart. Journ. Micr. Sc., XLI, 1898.
3. Derselbe: The Development of the Pig during the first ten days. Quart. Journ. Micr. Sc,, XLI, 1898.
4. v. Baer, K.: Über Entwicklungsgeschichte der Tiere. I. u. II. Teil, Königsberg 1837.
5. Barry, M.: Researches in Embryology. Philos. transact. of the Roy. Soc. of London for the year 1839, P. II.
6. Benecke, B.: Über Reifung und Befruchtung des Eies bei den Fledermäusen. Zool. Anz., Bd. II, 1879.
7. v. Beneden, E.: La maturation de l'oeuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonaire des mammifères ect. Com. prel. Bul. d. l'Acad. r. de Belg., T. XL, Nr. 12, 1875.
8. Derselbe: Recherches sur l'embryogénie de mammifères. La formation des feuillets chez le lapin. Arch. de Biol., T. I, 1880.
9. Derselbe: Recherches sur les premières stades du développement du Murin (Vesp. M.). Anat. Anz., Bd. XVI, 1899.
10. v. Beneden et Julin: Observation sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'oeuf chez les Cheiroptères. Archiv. de Biol., 1880.

11. Derselbe: Recherches sur la formation des annexes foetales chez les Mammifères. Archiv. de Biol., 1884.
12. v. Beneden et Neyt: Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotiqus chez l'Ascaride megalocéphale. Bull. de l'Academie de Belg., S. 4, T. 14.
13. Bischoff, H. L. W.: Entwicklungsgeschichte des Kanincheneies. Braunschweig 1842.
14. Derselbe: Entwickl. des Hundeeies. Braunschweig 1845.
15. Derselbe: Entwickl. des Meerschweinchens. Giessen 1852.
16. Derselbe: Neue Beobachtungen zur Entwicklung des Meerschweinchens. Abhandlung der Königl. bayr. Akad. der Wissenschaften, München 1866.
17. Derselbe: Beweis der von der Begattung unabhängigen periodischen Reifung und Loslösung der Eier der Säugetiere und des Menschen als der ersten Bedingung ihrer Fortpflanzung. Giessen 1884.
18. Blanc, H.: Fécondation de la truite. Berichte der naturf. Gesellsch. zu Freiburg, Bd. VIII.
19. Boehm, A. A.: Über Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon Planeri. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXXII, 1888.
20. Derselbe: Die Befruchtuug des Forelleneies. Sitz. der Gesellschaft f. Morphol. und Physiol. in München, 5. Mai 1891.
21. Bonnet, R.: Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schaf etc. Arch. f. Anat. und Phys., Anat. Abt., 1886.
22. Derselbe: Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer. Arch. f. Anat. und Phys., Anat. Abt., 1889.
23. Born, G.: Die Reifung des Amphibieneies und die Befruchtung unreifer Eier bei Triton taeniatus. Anat. Anz., Bd. VII.
24. Derselbe: Erste Entwicklungsvorgänge. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 1892.
25. Boveri, Th.: Zellenstudien. Heft I. Die Bildung der Richtungskörperchen bei Ascaris megal. und Ascaris lombr. 1887.
26. Derselbe: Über Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eies von Ascaris megal. Anat. Anz., 1887.
27. Derselbe: Zellenstudien. Heft III. Über das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. Jen. Zeitschrift, Bd. 24, 1890.
28. Derselbe: Referat: Befruchtung in Merkel-Bonnet. Ergebnisse der Anat. und Entwickl., 1891.
29. Brauer, St.: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung und der Anatomie der Gymnophionen. Zool. Jahrb., Bd. X, 1897.
30. Brook, G.: „The Formation of the Germinal Layers in Teleostei." Transactions of the Royal Soc. of Edinburgh, vol. XXXIII, p. 1.
31. Burckhard, G.: Die Implantation des Eies der Maus in die Uterusschleimhaut und die Umbildung derselben zur Decidua. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 57, 1901.
32. Bütschli: Gedanken über die biologische Bedeutung der sogenannten Richtungskörperchen. Biol. Zentralblatt, Bd. IV.

33. Carnoy: La cellule, recueil de cytologie et d'histologie générale, T. III. 1. La vésicule germinative et les globules polaires chez divers nématodes. 2. La segmentation chez les nématodes, Heft I, 1886. Les globules polaires de l'Ascaris clavates, Heft II, 1887.

34. Christiani: L'inversion des Feuillets blastodermiques chez le rat albinos. Arch. de Phys. norm. et pathol., 1892.

35. Cunningham, T. J.: On the Relation of the Yolk to the Gastrula in Teleosteans and in other Vertebrate Types. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S., 1886.

36. Duval, M.: De la formation du Blastoderme dans l'oeuf d'oiseau. Annales des Sciences Nat. Zool., Tome XVIII, 1884.

37. Derselbe: Études histologiques et morphol. sur les annexes des Embryons d'oiseau. Journ. de l'Anat. et de la Phys., 1884.

38. Derselbe: Le placenta des rongeurs, Troisième partie. — Le placenta du souris et du rat. Paris 1892.

39. Derselbe: Études sur l'Embryologie des Cheiroptères. Journ. de l'Anat. et de la Phys., 1895—96—1897.

40. Eimer, Th.: Untersuchung über die Eier der Reptilien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 8, 1872.

41. Derselbe: Über die Fortpflanzung der Fledermäuse. Zool. Anz., Bd. II, 1879.

42. d'Erchia, F.: Über die Einbettung des Eies und die Entwicklung und der Bau der Allantois und Dottersackplacenta bei der weissen Maus. Zeitschr. f. Geb. und Gyn., Bd. XLIV, H. 3, 1901.

43. Fick, Rud.: Über die Befruchtung des Axolotl-Eies. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 56, 1893.

44. Fleischmann, A.: Embryologische Untersuchungen, erstes Heft. Wiesbaden 1889.

45. Fries: Über die Fortpflanzung der einheimischen Chiropteren. Göttinger Nachrichten 1879.

46. Füth: Studien über die Einbettung des Eies in der Tuba. Monatsschr. f. Geb. und Gyn., Bd. 8.

47. Fraser, A.: On the inversion of the Blastodermic Layers in the Rat and the Mouse. Proceed. of the Royal Soc. of London, vol. XXXIV, 1882—1883.

48. v. Gehuchten: Nouvelles observations sur la vesicule germinative et les globules polaires de l'Ascaris megalocephala. Anat. Anz., Jahrg. 1887.

49. Häcker, V.: Die Furchung des Eies von Aequorea Forskalea. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 40.

50. Derselbe: Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen etc. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., Bd. 41, 1893.

51. Hatschek, B.: Studien über Entwicklung des Amphioxus. Arbeiten a. d. Zool. Institut zu Wien, Bd. IV, 1881.

52. Heape, W.: The Development of the Mole (Talpa europaea) the formation of the Germinal Layers etc. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S., 1883.

53. Derselbe: The Development of the Mole: the Ovarium Ovum, and Segmentation of the Ovum. Quart. Journ. Micr. Sc., XXVI.
54. Derselbe: The Development of the Mole (Talpa europaea), Stages E—J. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S., 1886.
55. Hensen, V.: Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschr. f. Anat. u. Entw., 1876.
56. Hertwig, O.: Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. 3 Abhandl., Morphol. Jahrb., Bd. I—IV.
57. Derselbe: Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., Bd. 36, 1890.
58. Derselbe: Die Elemente der Entwicklungslehre des Menschen und der Wirbeltiere. Dritte Auflage, 1907.
59. Herfort, K. V.: Der Reifungsprozess im Ei von Petromyzon fl. Anat. Anz., Bd. VIII, 1893.
60. Holl, M.: Über Reifung der Eizelle des Huhnes. Sitzungsber. der Kais. Akad. der Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Bd. 99, 3. Abt., 1890.
61. Derselbe: Über die Reifung der Eizelle bei den Säugetieren. Sitzungsber. der Kais. Akad. der Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Bd. 102, 1893.
62. Houssay: Études d'Embryologie sur les Vértébrés. Arch. de Zool. exp. et generale, Nr. 2, 1890.
63. Hubrecht, H. H. W.: On the Didermic Blastocyst of the Mammalia. Report of Brit. Assoc., 1894.
64. Derselbe: Studies in Mammalian Embryology. II. The Development of the Germ. Layers of Sorex vulgaris. Quart. Journ. Micr. Sc., XXXI.
65. Derselbe: Die Phylogenese des Amnions und die Bedeutung des Trophoblastes. Verhandl. der Königl. Akad. Amsterdam, 1895.
66. Derselbe: Die Keimblase von Tarsius. Festschrift für Carl Gegenbaur, 1896.
67. Jenkinson, J. W.: A Reinvestigation of the Early Stages of the Development of the Mouse. Quart. journ. of Micr. Sci, Vol. XLIII, 1900.
68. Keibel, F.: Zur Entwicklungsgeschichte des Igels (Erinaccus Europeus). Vorläufige Mitteil., Anat. Anz., Jahrg. III, Nr. 22, 1888.
69. Derselbe: Die Gastrulation und die Keimblattbildung der Wirbeltiere. Ergebn. d. Anat. u. Entw., Bd. X, 1901.
70. Derselbe: Zur Entwicklungsgeschichte der Chorda bei Säugern (Meerschweinchen und Kaninchen). Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1889.
71. Derselbe: Ein sehr junges menschliches Ei. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., Tirage.
72. Koelliker, A.: Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Leipzig.
73. Derselbe: Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens. Festschrift zur Feier der Universität zu Würzburg, 1882.
74. Kollmann: Entwicklungsgeschichte des Menschen. 1898.
75. Kupffer, C.: Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbeltiere und die Bedeutung des Primitivstreifens. Arch. f. mikr. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1882.

76. Derselbe: Die Entwicklung von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXV, 1890.
77. Lataste: Sur le bouchon vaginale du Pachyuromys Duprasi. Zool. Anz., Bd. V, 1882 und Compt. rend. de la soc. de Biol., 1888.
78. Lwoff: Die Bildung der primären Keimblätter. Bull. Soc. Imp. Moscow, Bd. VIII, 1894.
79. Mall: A Human Embryo of the Second Week. Anat. Anz., Bd. 8.
80. Mehnert, E.: Gastrulation und Keimblätterbildung des Emys. Morph. Arbeiten von Dr. Gustav Schwalbe, 1891.
81. Minot: The Segmentation of the Ovum, with especial reference to the Mammalia. The American Naturalist, 1889.
82. Derselbe: The Mesoderm and Coelom of Vertebrates. The American Naturalist, 1890.
83. Derselbe: Human Embryology New-York. 1892.
84. Mitsukuri: On the Foetal Membranes of the Chelonia. Anat. Anz., 1890.
85. Derselbe u. Ishikawa, C.: On the Formation of the Germinal Layers in the Chelonia. Quart. Journ. Micr. Sc., 1886.
86. Moskowski, M.: Zur Richtungskörperbildung von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., Bd. 58, 1901.
87. Nikoleiides, R.: Physiologie des Menschen. Bd. III, 1906. (Entwicklungsgeschichte.)
88. Oppel A.: Die Befruchtung des Reptilien-Eies. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., Bd. XXXIX.
89. Platner: Über die Bildung der Richtungskörperchen. Biol. Zentralbl., Bd. VII, 1888/89.
90. Prenant: Embryologie.
91. Reichert, B. C.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens. Berlin 1862.
92. Rabl, C.: Theorie des Mesoderms. Morphol. Jahrbuch, 1889.
93. Rauber: Die Entwicklung des Kaninchens. Sitzungsb. der Naturf. Gesellsch., 1875.
94. Ravn, E.: Über die mesodermfreie Stelle in der Keimscheibe des Hühnerembryo. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1886.
95. Rein, G.: Beiträge zur Kenntnis der Reifungserscheinungen und Befruchtungsvorgänge am Säugetierei. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIII, 1883.
96. Robinson, A.: Observations on the Development of the Common Ferret, Mustela ferox. Anat. Anz., Bd. VIII.
97. Derselbe: Observations of the Development of two Rodents. 1890.
98. Derselbe: Some Points in the Development of Mus musculus and Mus decumanus. 1891.
99. Derselbe: On the Nutritive Importance of the Yolk-sac. Journal of Anatomy and Thys., 1892.
100. Ryder, J.: The Inversion of the Germinal Layers in Hesperornys. The American natur., XXI.

101. Schäfer: Description of a Mammalien Ovum in an Early Condition of Development. Proceedings of the Royal Soc. of London, 1876.
102. Selenka, E.: Keimblätter und Primitivorgane der Maus. Wiesbaden 1883.
103. Derselbe: Die Blätterumkehrung im Ei der Nagetiere. Wiesbaden 1884.
104. Derselbe: Das Opossum. Wiesbaden 1886/87.
105. Schultze, O.: Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 45, 1887.
106. Shore and J. W. Pickering: The Proamnion and Amnion in the Chick. Journal of Anat. and Phys., 1890.
107. Sobotta, J.: Mitteilungen über die Vorgänge bei der Reifung, Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Verhandl. der anat. Gesellsch., VII. Versamml., 1893.
108. Derselbe: Die Befruchtung des Eies der Maus. Anat. Anz., Bd. IX, 1894.
109. Derselbe: Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 45.
110. Derselbe: Die Entwicklung des Eies der Maus vom Schlusse der Furchungsperiode bis zum Auftreten der Amniosfalten. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., Bd. 61, 1903.
111. Graf Spee, F.: Die Implantation des Meerschweincheneies in die Uteruswand. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthrop., Bd. III, H. 1., 1901.
112. Strahl, H.: Beiträge zur Entwicklung der Reptilien. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1883.
113. Derselbe: Die Dottersackwand und der Parablast der Eidechse. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1887.
114. v. der Stricht: La Fixation de l'oeuf des chauve-souris à l'interieur de l'Uterus (v. noctula). Verhandl. d. Anat. Gesellsch., Tübingen.
115. Tafani, A.: La fecondazione et la segmentazione studiate nelle uova dei Topi. Accad. med. fisic., Florent. 1888.
116. Derselbe: I primi momenti dello sviluppo dei mammiferi. Studi di morfologia normale et patologica eseguiti nelle uova dei Topi. Atti. d. R. instituto di stud. sup. etc., 1889.
117. Derselbe: La Fecondation et la Segmentation étudiées dans les Oeufs des Rats. Arch. Ital. de Biol., 1889.
118. Wesdowsky, F.: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. H. 1. Reifung, Befruchtung und Furchung des Rhynchelmiseies. Prag 1888.
119. Weiel, C.: Beiträge zur Kenntnis der Befruchtung und Entwicklung des Kanincheneies. Wiener mediz. Jahrb., 1873.
120. Weismann, H.: Über die Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena 1887.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. XXXII–XXXIV.

Alle Figuren wurden anfänglich mit dem mikrophotographischen Zeiss-Apparat mit Zeiss-Mikroplanar mm oder Zeiss' Apochromat Nr. $^1/_{12}$ aufgenommen und sodann die folgenden farbigen Bilder kopiert.

Die Figuren 1—8 und 9—10 bezeichnen reife und befruchtete Tubeneier. Die Figuren 11—20 und 20a, 20b bezeichnen gefurchte Tubeneier. Die Figuren 21—45 bezeichnen mediallängliche Schnitte der Keimblase, deren antimesometraler Pol nach oben weist und deren mesometraler nach unten.

Für alle diese Figuren verwenden wir die folgenden Buchstaben: E = Ei. zp = Zona pellucida. rsp = Richtungsspindel. rk = Richtungskörper. rrsp = Rest der Richtungsspindel. ch = Chromosomen. af = Achromatische Fasern. ek = Eikern. spk = Spermakern. kb = Keimblase. kh = Keimhöhle. ul = Uteruslumen. uep = Uterusepithel. dbl = Dotterblatt. tr = Tropfen. kp = Keimpol. m = Mantel. d = Decidua. dsh = Dottersackhöhle. vdbl = Viscerales Dotterblatt. pdbl = Parietales Dotterblatt. aks = Äussere keratinisierte Schicht. rs = Raubersche Schicht. rm = Reichertsche Membran. ek = Ektoderm. mg = Mesometralzellengruppe. ekpc = Ektoplacentarconus. l = Lichtung. ech = Eizylinderhöhle. b = Buckel. esch = Einschnürungen. eh = Ektodermhöhle. en = Endoderm. vr = Verbindungsröhre. m = Mesoderm. epl = Ektoplacentarplatte. eplh = Ektoplacentarplattenhöhlung. mr = Mesodermräume. pamh = Proamnionhöhle. amf = Amnionfalte. eam = Ektodermales Amnion. mam = Mesodermales Amnion. mepl = Mesoderm der Ektoplacentarplatte. mh = Mittlere Höhlung. mr = Medularrinne. mw = Medularwülste. ch = Chorda. arv = Area vasculosa. amh = Amnionhöhle. al = Allantois. vd = Vorderdarm. am = Amnion.

Fig. 1—3. Mäuse-Eier aus der ersten Hälfte des ersten Tages nach der Begattung, wo man die Richtungsspindel mit geteilten Chromosomen in drei Phasen sehen kann. (1 = tangential, 2 = paratangential, 3 = Radialstellung.)

Fig. 4 u. 5. Mäuse-Eier mit abgestossenen Richtungskörperchen und Richtungsspindel. Fig. 4a Richtungsspindel mit acht gutgeteilten Chromosomen.

Fig. 6. Mäuse-Ei mit anormalem Richtungskörperchen, wo die Richtungsspindelchromosomen mit den achromatischen Fasern eingedrungen sind.

Fig. 7. Mäuse-Ei mit zwei Richtungskörperchen und dem Rest der Richtungsspindelchromosomen.

Fig. 8—10. Mäuse-Eier aus der zweiten Hälfte des ersten Tages nach der Begattung, mit Richtungskörperchen und Vorkernen (Eikern und Spermakern).

Fig. 11. Mäuse-Ei aus dem Ende des ersten Tages nach der Begattung. Ei aus zwei Furchungskugeln mit ruhenden Kernen.

Fig. 12. Vier Schnitte des Mäuse-Eies aus der ersten Hälfte des zweiten Tages nach der Begattung. Ei aus vier Furchungskugeln mit ruhenden Kernen.

Fig. 13. Fünf Schnitte des Mäuse-Eies aus der Mitte des zweiten Tages nach der Begattung. Ei aus vier bis fünf Furchungskugeln, wovon eine in Karyokinese und drei Richtungskörperchen.

Fig. 14. Sechs Schnitte des Mäuse-Eies aus der Mitte des zweiten Tages nach der Begattung. Ei aus fünf oder sechs Furchungskugeln mit ruhenden Kernen und zwei Richtungskörperchen.

Fig. 15 u. 16. Mäuse-Eier aus dem dritten Viertel des zweiten Tages nach der Begattung. Ei aus acht Furchungskugeln mit ruhenden Kernen und Richtungskörperchen.

Fig. 17. Acht Schnitte des Mäuse-Eies aus dem Ende des zweiten Tages nach der Begattung. Ei aus zwölf Furchungskugeln mit zwei Richtungskörperchen.

Fig. 18. Acht Schnitte des Mäuse-Eies aus dem Ende des zweiten Tages nach der Begattung. Ei aus 15—16 Furchungskugeln und einem Richtungskörperchen.

Fig. 19. Medial-Schnitt des Mäuse-Eies aus dem Ende des zweiten Tages nach der Begattung. Ei aus 24 Furchungskugeln, wovon drei (eines in diese Schnitte) in Karyokinese.

Fig. 20. Die drei ersten Schnitte eines Mäuse-Eies aus dem ersten Viertel des dritten Tages nach der Begattung. Ei aus 28—32 Furchungskugeln, wovon zwei (20b) in Karyokinese. Das Ei trägt die Zona pellucida und liegt in dem ersten Teil des Uterus.

Fig. 21 u. 22. Mediallängliche Schnitte zweier Mäuse-Eier aus dem dritten Viertel (66 Stunden) des dritten Tages nach der Begattung. Eier aus 32—34 Furchungskugeln und ohne Zona.

Fig. 23 u. 24. Mediallängliche Schnitte zweier Mäuse-Eier aus dem dritten Viertel (66 Stunden) des dritten Tages nach der Begattung. Eier aus 36—38 Furchungskugeln , wovon vier (Fig. 23) in Karyokinese.

Fig. 25—28. Mediallängliche Schnitte von vier Mäuse-Keimblasen des vollendeten dritten Tages. Keimblase aus 42—46 Furchungskugeln mit reichlicher Karyokinese. Von diesen Eiern haben die auf 27 und 28 die Zona pellucida.

Fig. 29 u. 29a. Mediallängliche Schnitte der Mäuse-Keimblase aus dem ersten Viertel des vierten Tages nach der Begattung. Fig. 29 Keimblase im gutgeformten Blastula-Stadium aus 52—56 Furchungskugeln. Die Keimblase Fig. 29a zeigt die Implantation in der Mitte des Uterus-Lumen.

Fig. 30. Mediallängliche Schnitte einer Mäuse-Keimblase aus der Mitte des vierten Tages (84 Stunden) nach der Begattung.

Fig. 31 u. 32. Mediallängliche Schnitte zweier Mäuse-Keimblasen aus dem Ende des vierten Tages nach der Begattung.

Fig. 33. Mediallänglicher Schnitt einer Keimblase aus der ersten Hälfte des fünften Tages nach der Begattung.

Fig. 34. Mediallänglicher Schnitt einer Keimblase aus dem Ende des fünften Tages nach der Begattung.

Fig. 35. Mediallänglicher Schnitt einer Keimblase aus der ersten Hälfte des sechsten Tages nach der Begattung.

Fig. 36. Mediallänglicher Schnitt einer Keimblase aus dem Ende des sechsten Tages nach der Begattung.

Fig. 37. Mediallänglicher Schnitt einer Keimblase aus der ersten Hälfte des siebenten Tages nach der Begattung.

Fig. 38. Mediallänglicher Schnitt einer Mäuse-Keimblase vom Ende des siebenten Tages nach der Begattung.

Fig. 39. Mediallänglicher Schnitt einer Mäuse-Keimblase aus dem ersten Viertel des achten Tages nach der Begattung.

Fig. 40 u. 41. Mediallängliche Schnitte zweier Mäuse-Keimblasen aus der Mitte des achten Tages nach der Begattung.

Fig. 42. Mediallänglicher Schnitt einer Mäuse-Keimblase vom Ende des achten Tages nach der Begattung.

Fig. 43. Mediallänglicher Schnitt einer Mäuse-Keimblase vom Ende des neunten Tages nach der Begattung.

Fig. 44. Mediallänglicher Schnitt einer Mäuse-Keimblase aus dem ersten Viertel des zehnten Tages nach der Begattung.

Aus dem k. k. tierärztlichen Institut der deutschen Universität in Prag.

Ein Beitrag zur Morphologie des Schweineblutes.

Von

Dr. **Karl Gütig.**

Hierzu Tafel XXXV—XXXVI und 4 Textfiguren.

Meine Arbeiten über die Zusammensetzung des Blutes beim Paratyphus, Abdominaltyphus und anderen fieberhaften Erkrankungen, besonders aber Untersuchungen über die Entstehung und den Verlauf der Hypoleukocytose in den blutbildenden Organen, führten mich zu tierexperimentellen Studien.

Bei der Durchsicht der diesbezüglichen Literatur ergab sich für mich zuerst die Notwendigkeit, bei einem grösseren und für meine Zwecke geeigneten Tiere die Histologie des normalen Blutes und der zum Blute in Beziehung stehenden Organe festzustellen, vor allem aber auf die prozentuale Verteilung der einzelnen Zellen im kreisenden Blute und auf ihr Vorkommen in verschiedenen Organen mein Augenmerk zu richten; hierbei drängten sich im Verlaufe der Arbeit verschiedene Fragen auf, wie z. B. die Stellung der Hämolymphknoten zur Blutbildung, die gleich anderen anfänglich in den Plan der Arbeit nicht aufgenommen worden waren, und daher nicht von Anfang an berücksichtigt wurden; dadurch gingen aber mehrere Tiere für die Beobachtung der Hämolymphknoten verloren; leider waren darunter auch gerade solche Tiere, die zur Entscheidung der wichtigen Frage, ob bei den Blutdrüsen eine Beziehung zur Bildung von Blutkörperchen nachweisbar wäre, wesentlich hätten beitragen können.

Aus mehreren Gründen wählte ich als Versuchstier das Schwein. Es bestimmte mich dazu erstens der Gang meiner früheren Untersuchungen, die das Studium des Schweineblutes bei gewissen pathologischen Zuständen notwendig machten, dann auch der Umstand, dass sich gerade das Schwein, wegen seiner schwach behaarten Haut und der dadurch bedingten leichten Reinigung sehr gut zu derartigen Untersuchungen eignet. Auch ist die Grösse des Tieres ein Vorteil. Das fortlaufende Studium der morphologischen Verhältnisse im Blute kleiner Tiere erleidet begreiflicherweise dadurch eine Einschränkung, dass durch die jedesmalige Blutentnahme Veränderungen gesetzt werden, die umso grösser sind, je kleiner das Tier ist und je häufiger die natürlich auf ein Minimum beschränkten Blutentnahmen vorgenommen werden müssen.

Die Technik der Untersuchungen, auf deren einzelne Details ich noch zurückkommen werde, ist mit der für klinische Zwecke erforderlichen im wesentlichen identisch. Zur Bestimmung der absoluten Zahlen der Blutkörperchen wurden die Melangeure von Zeiss und die Zählkammer nach Türk benützt.

Hinsichtlich der Wahl der einzelnen Apparate sind besonders bei dem für die Zählung der weissen Blutkörperchen bestimmten Melangeur im Interesse eines genauen Arbeitens gewisse Vorsichtsmassregeln zu beobachten.

Es haben schon viele an sich selbst und auch an anderen die Erfahrung gemacht, dass es der Anfänger verhältnismässig schnell erlernt, mit dem für die Erythrocyten bestimmten Instrumente umzugehen, dass es aber langer Übung und grosser Geduld bedarf, um in der Handhabung des sogenannten „weissen Melangers“ halbwegs Sicherheit zu erlangen. Der Grund hierfür liegt meines Erachtens nach in der Verschiedenheit der Aufsaugeröhrchen, indem wir es nämlich in ersterem Falle mit einem feinen fast kapillären Röhrchen, in letzterem mit einem verhältnismässig breiten Glasröhrchen zu tun haben. Die feine Blutsäule im kapillaren Röhrchen lässt sich leicht mit grosser Genauigkeit auf den entsprechenden Teilstrich einstellen.

Beim weissen Melangeur schiesst die einmal in Bewegung gesetzte Blutsäule viel leichter übers Ziel hinaus — versucht man das überschüssige Blut abzustreifen, so tut man leicht zuviel des Guten — und saugt man wieder nach, so verfällt man noch leichter in den ursprünglichen Fehler wie das erstemal; mittlerweile kann aber das Blut geronnen sein. Dazu kommt noch, dass wegen des verschiedenen Volumens der Fehler bei der Kapillare geringer ist, als beim breiten Röhrchen, wenn man bei beiden um dieselbe Höhe den Teilstrich übersteigt. Ein weiterer Nachteil des weissen Melangeurs besteht darin, dass er viel leichter ausfliesst als der rote, was beim Transport auf weitere Strecken eine unliebsame Fehlerquelle darstellt.

Die Frage wäre natürlich gelöst, wenn man beim weissen Melangeur ebenfalls ein ganz dünnes Aufsaugröhrchen verwenden könnte. Die praktische Ausführung scheitert aber daran, dass eine derartige Kapillare zu wenig Blut fasst, wodurch die Birne, die aus verschiedenen Gründen beim weissen Melangeur das zehnfache des Auffangröhrchens fassen soll, zu klein ausfallen würde, um eine gründliche Mischung des Blutes zu gestatten. Macht man aber, um das zu verhindern, die Kapillare entsprechend lang, so erhält man wiederum ein unhandliches und aus diesem Grunde unzweckmässiges Instrument.

Um nun einerseits die Vorteile des dünnen Röhrchens zu erzielen, andererseits das Instrument nicht zu lang zu gestalten, habe ich der Firma Zeiss in Jena den Vorschlag gemacht, einen Melangeur vom Typus der roten Melangeure herzustellen, bei dem aber der Fassungsraum der Kapillare durch zwei im ersten und zweiten Drittel der Kapillare anzubringende spindelförmige Erweiterungen zu vergrössern wäre (Fig. 1). Die Firma führte meine Vorschläge bereitwilligst aus und lieferte mir einen Melangeur, der die gewünschten Abänderungen in tadelloser Ausführung aufwies. Es ergab sich aber eine neue Schwierigkeit; beim Nachsaugen der Verdünnungsflüssigkeit bildete sich mitten in den Spindeln ein kleiner Wirbel, in welchem eine kleine Menge des aufgesaugten Blutes zurückgehalten wurde, ein Umstand, der die Anwendung des Apparates naturgemäss in Frage stellte.

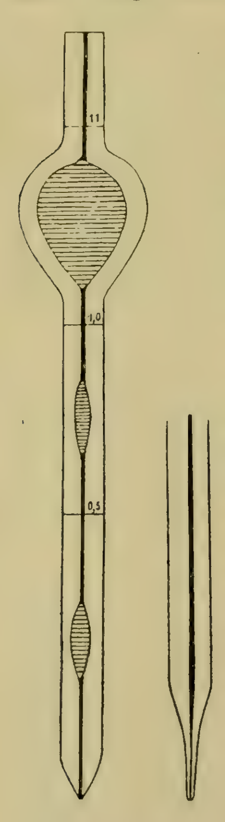


Fig. 1 Fig. 2

Ich habe hier deshalb ausführlich über diese Versuche berichtet, weil ich der Ansicht bin, dass in dieser Richtung doch noch eine Verbesserung des weissen Melangeurs zu erreichen wäre. So wird das Anbringen einer kleinen Glasperle in den spindelförmigen Erweiterungen vielleicht schon imstande sein, die Bildung des zentralen Wirbels zu verhindern. Sollen wir aber aus den jetzt käuflichen Apparaten die besten auswählen, so müssen wir vorläufig beim weissen Melangeur verlangen, dass das Aufsaugeröhrchen in eine feine, sich allmählich verjüngende Kapillare ausläuft (Fig. 2). Dadurch werden zum Teil die oben geschilderten Nachteile umgangen. Das leichte Verstopfen dieses Instrumentes wird durch sorgfältiges Reinigen (Wasser, Alkohol, Äther) und zweckmässiges Aufbewahren vermieden werden. Jedenfalls sind Apparate, wie man sie sehr häufig im Gebrauch sieht, mit weiten gleichmässig kalibrierten Aufsaugeröhrchen ganz zu verwerfen.

Zum Reinigen der Melangeure sind kleine Wasserstrahlpumpen, die an jeder Wasserleitung leicht zu befestigen sind, sehr praktisch.

Bezüglich der Vorteile, welche die Türksche Zählkammer gegenüber den früher gebräuchlichen einfachen Zählkammern bietet, verweise ich auf die Vorlesungen über klinische Hämatologie von Türk, I. Teil.

Als Verdünnungsflüssigkeiten wurden zur Zählung der weissen 0,4%ige Essigsäure, zur Zählung der roten Blutkörperchen 0,9%ige Kochsalzlösung verwendet. Der Essigsäure wurden einige Tropfen Methylviolett zugesetzt. Vor Auflegen des Deckglases auf die Zählkammer empfiehlt es sich, zwei gegenüberliegende Ecken der gelben Platte auf der Zählkammer mit Spuren der Verdünnungsflüssigkeit zu benetzen und dann das Deckglas aufzulegen. Trotz der Einwände Pappenheims halte ich diese von Türk angegebene Methode für sehr zweckmässig und besonders dem Anfänger wird sie viele missglückte Zählungen ersparen.

Zur Fixation der Abstrichpräparate wurde je nach der Färbung entweder trockene Hitze (3/4 Stunde bei 120° oder 1/4 Stunde bei 140°) oder Methylalkohol verwendet (näheres siehe später).

Das Blut wurde aus dem Ohrläppchen oder der zarten Haut am Kronenrande entnommen; zuvor wurde die betreffende Stelle rasiert, dann mit Alkohol und Äther abgewischt. Bevor das Blut entnommen wird, muss der Äther vollständig verdampft sein, da die Blutkörperchen schon durch Spuren von Äther schwer geschädigt werden.

Das Fesseln der Tiere ist zu unterlassen, da in den gestauten Partien schnell Veränderungen in der prozentuellen Zusammensetzung der Zellen sich einstellen.

Unsere Tiere wurden durch zwei Assistenten so gehalten, dass der eine von ihnen das auf der Seite liegende Tier an den Beinen festhielt, der andere den Kopf fixierte; bei Ferkeln genügt vollständig die Assistenz einer Person.

Literatur.

Über die Morphologie des Schweineblutes liegen wenig eingehendere Studien vor. Die meisten Autoren befassen sich damit, die Arten der im Blute vorkommenden Zellen oder ihre Gesamtzahl festzustellen; über die prozentuelle Beteiligung der einzelnen Zellarten beim normalen Tiere, über die Veränderungen des Blutes beim erkrankten habe ich in der mir zugänglichen Literatur keine Angaben gefunden.

Die ausführlichste Arbeit über Morphologie des Schweineblutes stammt von Engel und befasst sich mit den Blutkörperchen des Schweines in der ersten Hälfte des embryonalen Lebens. Engel kommt zu folgenden Resultaten: „Es unterscheidet sich das Herzblut am Ende der ersten Hälfte des embryonalen Lebens, also um die achte Woche herum, von dem Blute der Leber, der Milz und des Knochenmarkes dadurch, dass im Herzen die gewöhnlichen orthochromatischen (orangeophilen) Erythrocyten vorherrschen, während das Leberblut viel polychromatische, kernlose rote, das Milzblut zahlreiche granulationslose Leukocyten und das Knochenmark eine bedeutende Menge orthochromatischer Normoblasten neben vielen granulierten und granulationsfreien Leukocyten besitzt."

„Bei der Geburt sind die kernlosen roten fast sämtlich orthochromatisch; die Grösse deckt sich mit derjenigen beim Menschen. Die kernhaltigen roten Blutkörperchen schwinden bis zur Geburt beinahe völlig aus dem Blute, während sie sich in der Leber noch finden. Die Milz besitzt allmählich ausserordentlich viel Lymphkörperchen, auch einige einkernige granulierte Zellen. Im Knochenmark wird die Zahl aller kernhaltigen roten Blutkörperchen geringer; das Verhältnis der orthochromatischen zu den polychromatischen ändert sich zu ungunsten der ersteren, sodass nach der Geburt die polychromatischen häufiger sind. Trotzdem finden sich stets orthochromatische Normoblasten im Knochenmark, wenn auch in geringerer Menge, aus denen die normalen orthochromatischen Erythrocyten sich bilden."

Hirschfeld kommt zu folgenden Resultaten: „Schwein, Triazidfärbung. Die grobgranulierten, rotgefärbten Blutkörperchen gleichen den entsprechenden der bisher besprochenen Tiere (Schaf, Ziege, Rind), die fein granulierten denen des Rindes; die Mononukleären zeigen nichts Besonderes.

Färbung mit sauren Anilinfarben: die groben Granula sind gefärbt. Das Protoplasma der anderen Zellen ist diffus gefärbt. Färbung mit Aurantia-Indulin-Eosin. Die groben Granula haben Eosin aufgenommen.

Färbung mit basischen Farbstoffen: Das Protoplasma und die Granula der Mononukleären sind gefärbt.

Das Schwein besitzt also eosinophile Zellen; sehr häufig haben dieselben nur einen runden Kern. Die neutrophilen gleichen denen des Rindes. Mastzellen und Lymphocyten zeigen nichts Besonderes. Einen bisher noch nicht beschriebenen, ganz einzig dastehenden Fund konnte ich an einem mit Eosin-Hämatoxylin gefärbten Präparate machen.

Ich habe das Blut sämtlicher Tiere mit dieser Farbmischung untersucht, die betreffenden Präparate aber nicht beschrieben, weil sie gewöhnlich nichts Besonderes bieten. In einem solchen Präparat von Schweineblut habe ich eine deutliche, wohlerhaltene Mitose gefunden. Es handelt sich um eine einkernige Zelle, welche bereits in die Länge gestreckt sich einzuschnüren beginnt. Die chromatische Substanz ist beiderseits in der Form eines Sternes um ein sehr deutliches Polfeld angeordnet. Beide Tochtersterne sind durch Fäden verbunden, die ebenso wie die chromatische Substanz tief schwarzblau gefärbt sind, aber nicht der Kernspindel anzugehören scheinen. Polkörperchen und Protoplasmastrahlung sind nicht wahrzunehmen. Das Blut des betreffenden Tieres zeigte sonst keine abweichenden Eigenschaften. Ob dieser Befund ein zufälliger ist, oder ob im Schweineblut sich häufiger Mitosen finden, vermag ich nicht anzugeben, da ich nur vier Schweine im ganzen untersuchen konnte. Bemerkenswert ist jedenfalls, dass Bizzozero angibt, im Schweineblut häufiger kernhaltige rote Blutkörperchen gesehen zu haben. Im normalen Menschenblute ist meines Wissens nach keine Mitose farbloser Elemente gesehen worden."

Storch hat bei 16 Schweinen mit Berücksichtigung des Alters und Geschlechtes die absoluten Zahlen der roten und weissen Blutkörperchen bestimmt und Folgendes ermittelt.

Die Tabelle ist der Publikation von Storch entnommen.

Tabelle I.

Lfd. No.	Geschlecht und Alter	Tageszeit der Blutentnahme	Zahl der roten Blutkörperchen in cmm (in Millionen)	Zahl der weissen Blutkörperchen in cmm	Verhältnis der weissen zu den roten Blutkörperchen	Nährzustand des Versuchstieres
	Männl. Kastraten					
1	ca. 9 Monate alte	2 Uhr N	7,808			gut
2	„ 9 „ „	10 „ V	8,032			„
3	„ 9 „ „	2 „ N	9,664			„
4	„ 9 „ „	1 „ N	8,472			„
5	„ 9 „ „	8 „ V	8,184			„
	Weibl. Kastraten					
6	ca. 9 Monate alte	2 Uhr N	7,688			gut
7	„ 9 „ „	10 „ V	7,496			„
8	„ 9 „ „	10 „ V	7,798			„
	Ferkel					
	a) männlich					
1	6 Tage alt	3 Uhr N	5,096	10,442	488	gut
2	6 „ „	4 „ N	7,328	11,891	314	„
3	21 „ „	9½ „ V	5,456	16,538	300	„
4	35 „ „	3 „ N	6,264	—	—	„
	b) weiblich					
5	6 Tage alt	2½ „ N	4,960	7,485	640	„
6	12 „ „	5 „ N	3,512	—	—	„
7	21 „ „	9 „ V	4,096	13,213	310	„
8	28 „ „	8 „ V	6,272	9,537	657	„

Als Durchschnittszahl ergab sich für männliche Kastraten 8,432, für weibliche Kastraten 7,660 rote Blutkörperchen im cmm³. Für Ferkel 4,932 rote, 11,518 weisse Blutkörperchen im cmm³ kreisenden Blutes.

Hölzing stellte den Gehalt des cmm³ Blutes an Zellen bei einem Schweine auf 5,444 Mill. fest.

Bethe fand beim Schwein 6,900 Mill. rote, 7800 weisse Blutkörperchen.

Rote und weisse Blutkörperchen.

Erythrocyten. Es sei hier bemerkt, dass Blutplättchen bald in grösserer, bald in geringer Anzahl vorhanden waren, dass aber zwischen ihrem vermehrten Vorkommen und sonstigen Zuständen bei den Versuchstieren keine Wechselbeziehungen ermittelt werden konnten.

Was die Grösse der roten Blutkörperchen anlangt, so zeigten sich diesbezüglich grosse Schwankungen. Selbst bei vollkommen normalen Tieren — als solche wurden vom hämatologischen Standpunkte jene betrachtet, welche eine relativ hohe Zahl von roten

Blutkörperchen, gar keine oder nur ganz vereinzelte Normoblasten führten und auch bei der Obduktion sich als gesund erwiesen — fanden sich ziemlich grosse Differenzen unter den einzelnen Zellen. Als mittlere Grösse konnten Zellen mit einem Durchmesser von 6,2 μ ermittelt werden.

Neben diesen fanden sich aber auch Zellen bis zur doppelten Grösse und ganz kleine Formen.

Bei pathologischen Tieren wurden die Grössenunterschiede noch bedeutend auffallender; hier konnte man häufig Zellen bis zu einer Grösse von 10 μ messen.

Die Erythrocyten des kreisenden Blutes sind unter normalen Verhältnissen stets orthochromatisch gefärbt, Normoblasten finden sich bei Schweinen sehr häufig, doch treten sie bei ganz gesunden Tieren nur so selten auf, dass man oft mehrere Präparate systematisch durchsuchen muss, ehe man eine solche Zelle auffindet. Die kernhaltigen Zellen des kreisenden Blutes tragen stets den Typus der Normoblasten; Megaloblasten wurden im strömenden Blute niemals gefunden, vereinzelt zeigten sich Mikroblasten. Vorwiegend treten orthochromatisch gefärbte einkernige Zellen auf. Zwei- und mehrkernige sind äusserst selten, zweimal wurden Mitosen gefunden.

Interessant ist, dass das Phänomen der Geldrollenbildung bei allen von mir beobachteten Tieren sich nicht nachweisen liess. Die Blutkörperchen des Schweines nehmen unter jenen Bedingungen, unter denen die Zellen anderer Tiere lange ihre runde Form beibehalten, schnell Stechapfelform an. Die Gerinnungszeit des Blutes scheint im Verhältnis zum Menschen bedeutend verlängert zu sein.

Leukocyten. Nach Ehrlich unterscheiden wir zwei Hauptgruppen der Leukocyten: Die granulierten und die ungranulierten. Unter den granulierten Formen wird wiederum je nach der Affinität der Körnchen zu saueren, basischen oder neutralen Farben geschieden

1) in solche, deren Granula eine hohe und ausschliessliche Affinität zu saueren Farbstoffen haben: acidophile und eosinophile Leukocyten,
2) solche, deren Granula eine ausschliessliche Affinität zu basischen Farbstoffen besitzen: basophile Leukocyten oder Mastzellen und

3) solche, deren Körnchen sich weder durch basische noch durch saure Farben distinkt darstellen lassen, die aber in einem neutralen Farbengemisch deutlich tingiert erscheinen: Neutrophile Leukocyten.

Die Granula der Mastzellen unterscheiden sich von den häufig in jungen neutrophilen Zellen vorkommenden basophilen Körnchen dadurch, dass erstere sich mit den basischen Farben nicht im reinen Farbton, sondern metachromatisch färben. Bei der Färbung mit alkoholischen Methylenblau nehmen z. B. die basophilen Körnchen der neutrophilen Myelocyten einen reinen blauen Ton an, die Granula der Mastzellen färben sich tief blauviolett.

Neutrophile Leukocyten: Zur Darstellung der neutrophilen Granulationen benützte ich die einzeitige Färbung mit Ehrlichs Triacid für neutrophile Granulationen oder die zweizeitige Färbung mit Eosin-Methylenblau nach von Müllern. Um die neutrophylen Granulationen des Schweineleukocyten gut in Erscheinung zu bringen, muss man die Trockenpräparate, besonders die frischen, ziemlich stark fixieren. Für Triacid-Färbungen eignet sich vornehmlich trockene Hitze von 150 Grad durch 10—15 Minuten. Am besten aber treten diese Granulationen an Präparaten hervor, die durch längere Zeit (mehrere Wochen) unfixiert liegen geblieben sind und dann kurz mittels Hitze 5 bis 10 Minuten bei 145 Grad fixiert werden.

Die neutrophil-granulierten Zellen des Schweines sind im kreisenden Blute durchweg polymorph-kernig oder multinukleär. Bei der Triacid-Färbung ist oft schwer zu entscheiden, ob sich wirklich mehrere, voneinander vollkommen getrennte Kerne in der Zelle befinden, oder ob zwischen den einzelnen nur scheinbar getrennten Kernen noch eine feine Verbindungsbrücke besteht. Man sieht nämlich bei anderen Färbungen, wo die dichten, feinen Granulationen ungefärbt bleiben, und nur der Kern deutlich hervortritt, die Zahl der multinukleären Zellen bedeutend herabsinken; es findet dieses seine Erklärung eben darin, dass durch die dichten, feinen Granulationen die Verbindungen zwischen den einzelnen Kernen verdeckt werden. Die neutrophilen Granula unterscheiden sich von denen beim Menschen vor allem durch ihre Feinheit, dann dadurch, dass sie sich etwas mehr rötlich färben als die menschlichen und geringere Grössenunterschiede

untereinander aufweisen. Ein weiterer Unterschied besteht in der Färbbarkeit des Grundprotoplasmas. Beim polymorph-kernigen und polynukleären Neutrophilen des Menschen heben sich die Körnchen in Präparaten, die mit Hitze fixiert und mit Triacid gefärbt sind, scharf von dem ungefärbt bleibenden Grundprotoplasma ab. Nicht so beim Schwein; hier nimmt das Grundprotoplasma, unter denselben Bedingungen fixiert und gefärbt, leicht eine mehr oder weniger rosarote Färbung an, was zur Folge haben kann, dass die Körnchen von Ungeübten übersehen werden. Neben diesen dicht mit feinsten Körnchen übersäeten Zellen, welche bei weitem die Hauptmenge dieser Zellgruppe ausmachen, gibt es fliessende Übergänge zu solchen Zellen, welche nur spärliche oder gar keine Granulationen führen. Es empfiehlt sich aber, diese Zellen bei der prozentuellen Berechnung nicht voneinander zu sondern; denn einmal unterliegt die Beantwortung der Frage: „Sind in einer bestimmten Zelle einzelne an der Grenze des Sichtbaren stehende Granula vorhanden oder nicht?“, grossen subjektiven Schwankungen, dann aber bietet das reichliche Protoplasma, vor allem jedoch der zumeist polymorph geformte Kern, sichere Anhaltspunkte dafür, dass wir es mit Zellen aus dieser Gruppe zu tun haben. Solche polymorph gestaltete Kerne finden sich nur unter den granulierten Formen. Eosinophile und basophile Zellen sind als solche gut zu erkennen und so bleibt für diese übrigens sehr spärlichen Zellen, will man sie irgendwo unterbringen, nur die Gruppe der Neutrophilen übrig, zu denen sie ja durch fliessende Übergänge genetisch in Beziehung stehen. Ob es sich um Jugendformen oder um Degenerationszustände handelt, muss vorläufig dahingestellt bleiben. An ganz vereinzelten Zellen zeigen sich Vacuolenbildungen; diese Zellen sind regelmässig deutlich granuliert.

Basophil granulierte Leukocyten (Mastzellen): Wie schon eingangs erwähnt wurde, verstehen wir unter Mastzellen jene Art der Granulocyten, bei der die Granula eine ganz ausgesprochene Affinität zu basischen Farbstoffen zeigen, mit denen sie sich meistens metachromatisch färben. Ferner unterscheiden sich die Körnchen von denen der übrigen Zellen durch ihre Löslichkeit im Wasser und sauren Farbstofflösungen. Beim Schweine kommen diese Zellen im Blute in wechselnder Menge vor. Sie sind vorwiegend polymorphkernig, doch finden sich auch unter

normalen Verhältnissen einkernige; der Kern ist stets ziemlich dunkel gefärbt.

Die meist reichlichen Granulationen stehen ihrer Grösse nach zwischen denen der neutrophilen und eosinophilen Zellen.

Die Schwankungen in der Grösse sind ziemlich bedeutend, indem die kleinsten die neutrophilen, die grössten die eosinophilen Granula erreichen.

Bei der Färbung der Mastzellen kommt es sehr viel auf gute Fixation an; da ich mit den Türkschen Angaben über Methylenblaufärbung sehr gute Erfahrungen gemacht habe, sei es mir gestattet, dieselbe nach Angaben dieses Autors wiederzugeben: „Die einfachste Methode der Mastzellenfärbung ist die Anwendung von alkoholischem Methylenblau. Ich gehe in der Weise vor, dass ich ein Präparat in Hitze bei 120 Grad oder in Methylalkohol fixiere; dann färbe ich in 1%iger Methylenblaulösung (Methylenblau medic. puriss. 2,0 Alkohol. absol. 100—120, Aqua dest. 80—100) unter vorsichtigem Erwärmen bis höchstens zur ersten Rauchbildung, lasse erkalten, spüle dann ausserordentlich rasch in Wasser ab, trockne ebenso rasch zwischen Filtrierpapier und bette ein. Die Mastzellengranula sind leuchtend blau gefärbt, um so deutlicher in einem blauvioletten metachromatischen Farbentone, je deutlichere Spuren von Methylenazur der Farbstoff bereits enthält."

Eine zweite von Türk angegebene Methobe liefert ebenfalls ausgezeichnete Bilder. „Die in Hitze wie oben fixierten und mit alkoholischem Methylenblau in gelinder Wärme gefärbten Präparate kommen nach kurzem Abspülen auf eine halbe Minute in eine Jod-Jodkaliumlösung von dem Verhältnis 1 : 2 : 300. Dann wird rasch abgespült und eingebettet, statt in Balsam jedoch in den auch sonst gelegentlich verwendeten Jodgummischleim von der Zusammensetzung: Jodi puri 1,0, Kali jodati 3,0, Aqua. dest. 100,0, Gummi arabic. q. s. bis zur Erreichung der Sirupkonsistenz."

Ich muss gestehen, dass ich mit der zuerst angeführten Methode vollständig ausgekommen und die zweite etwas kompliziertere, von Türk aber sehr angepriesene Färbung nicht benötigte.

Bei der einfachen Methylenblaufärbung nach Hitzefixation treten die Granula, wie aus Photographie und Bildern ersichtlich ist, sehr distinkt hervor und sind mit anderen nicht zu verwechseln; die Zellen sind mit schwacher Vergrösserung leicht aufzufinden, und nach kurzer Übung kommt auch hier keine Verwechslung mit anderen Zellen (Lymphocyten mit stark basischem Protoplasma) vor. Das Abspülen der Präparate mit Wasser ist in jenen Fällen, in denen man ausschliesslich wegen der Darstellung der Mastzellen färbt, nicht notwendig. Wenn man die Farbe vom Deckgläschen abgiesst, zwischen Filtrierpapier rasch trocknet, erhält man noch sehr saubere Präparate, ohne Gefahr zu laufen, die Granula aufzulösen.

Eosinophile Zellen. Im Gegensatz zu den Mastzellen finden die eosinophilen Zellen eine viel grössere Beachtung, was wohl seine Begründung darin hat, dass diese grossen, glänzenden Körnchen dem Untersuchenden auch dann noch ins Auge fallen, wenn alle übrigen Zellen des Präparates durch unzweckmässige Behandlung schwer gelitten haben. Auch beim Schweine zeichnen sich diese Granulationen gegenüber den anderen durch grössere Widerstandsfähigkeit aus. Aus einer glyzerinigen Lösung von Aurantia-Eosin-Indulin zu gleichen Teilen nehmen sie nur das Eosin mit. In Eosin-Methylenblaupräparaten färben sich die Granula leuchtend rot, mit Triacid schwankt die Farbe je nach Dauer und Höhe der Fixation zwischen orange und tief kupferrot. Bei Anwendung basischer Farbstoffe bleiben die Granula ungefärbt. Bei Methylenblaufärbung sind sie deutlich als stark lichtbrechende Körner erkennbar, die Zelle sieht wabenartig aus. Die Grösse der Granulationen dürfte der der menschlichen ungefähr gleich sein. Was ihre Form anlangt, so sind sie vorwiegend rund, manchmal elliptisch oder sogar stäbchenförmig. Die Kerne der Eosinophilen färben sich nicht so intensiv wie die Kerne der Neutrophilen; auch zeigen sie meist viel einfachere Formen. Mitunter, aber selten, finden sich auch einkernige Zellen im kreisenden Blute, die den Myelocyten schon sehr nahe stehen. Zumeist zeigen sich einfach gebuchtete einkernige oder zweikernige Zellen.

Grosse einkernige Leukocyten Ehrlichs und Übergangsformen. Unter den ersteren verstehen wir Zellen, die meist grösser sind als die übrigen Zellen des Blutes, einen runden, schwach färbbaren Kern besitzen, der von reichlichem Protoplasma umgeben ist; das Protoplasma ist schwach basophil. Ändert der Kern seine runde Gestalt, zeigt er Einkerbungen, so spricht man von Übergangsformen. Manchmal treten in diesen Zellen auch vereinzelte neutrophile Granulationen auf (Übergangsstufe zu den polymorphkernigen Neutrophilen). Zu einer strengen Auseinanderhaltung dieser beiden Zellformen sind wenig Ursachen vorhanden, abgesehen davon, dass es oft auf Schwierigkeiten stösst, in welche der beiden Gruppen man eine vorliegende Zelle einreihen soll. Ich habe aus diesen Gründen bei den prozentuellen Bestimmungen diese beiden Zelltypen in eine Gruppe gestellt. Bei der Triacidfärbung zeigt der Kern dieser Zellen

nur eine geringe Affinität zu den Farbstoffen, das Protoplasma färbt sich je nach der Fixation schwach bräunlich oder ganz leicht violett. Bei einzelnen dieser Zellen habe ich im Protoplasma Vakuolen gesehen. Bei der Eosin-Methylenblaufärbung sind diese Zellen oft nur dadurch von Myelocyten zu unterscheiden, dass bei letzteren in der Regel eine deutlichere Differenzierung zwischen Kern und Protoplasma stattfindet, was bei den ersteren viel weniger der Fall ist.

Bei starker Fixation und nachfolgender Färbung mit Methylenblau zeigt das Protoplasma oft eine feine netzförmige Struktur. Im normalen Schweineblut kommen diese Zellen meist nur in wenigen Prozenten vor.

Alle bis jetzt beschriebenen Zellen, Erythrocyten, neutrophil, basophil und eosinophil granulierte Zellen sowie die grossen Einkernigen haben nach Ehrlich ihre Bildungsstätte ausschliesslich im Knochenmark; die jetzt zu schildernden Zellen entstammen den gesamten lymphatischen Geweben des Körpers. Dass im Knochenmark auch Zellen gebildet werden, die vollkommen den Typus von Lymphocyten tragen, ist ohne Zweifel, ob aber diese Zellen unter normalen Verhältnissen auch ins Blut gelangen, ist noch nicht mit Sicherheit entschieden. Die Versuche von Biedl und Dekastello, die durch Anlegen einer Fistel am Ductus thoracicus die Zufuhr der Lymphe ins Blut verhinderten, sprechen sehr dafür. Es kam nämlich nach dieser Ausschaltung des Lymphstroms nur zu einem vorübergehenden Absinken der Lymphocytenzahl im kreisenden Blute, dem bald eine Vermehrung folgte, obzwar die Lymphe stetig aus der Fistel abfloss und eine Stauung der Lymphe im Körper nicht erfolgte.

Lymphocyten. Man unterscheidet im allgemeinen zwei Lymphocytengruppen: kleine und grosse Lymphocyten. Die Lymphocyten sind die am einfachsten gebauten Zellen unter den Blutkörperchen. Ihre Grösse überschreitet in der Regel etwas die der roten Blutkörperchen; Zellen von dieser Grösse heissen kleine Lymphocyten, ihr Kern ist meistens rund, scharf vom Protoplasma abgegrenzt, das den Kern als dünner homogener Ring umgibt; diese Formen bilden die Hauptmenge der Lymphocyten. Dann gibt es auch Zellen von derselben Grösse mit nierenförmigem, mehr oder weniger gebuchteten Kern, die ebenfalls unter die kleinen Lymphocyten rangieren. Unter grossen Lymphocyten

versteht man bedeutend grössere Zellen, die aber im übrigen die Merkmale der kleinen Zellen führen. Zwischen kleinen und grossen Lymphocyten gibt es fliessende Übergänge, von denen einzelne wiederum als mittelgrosse Lymphocyten herausgehoben wurden. Ich habe mich in dieser Hinsicht dem Vorgange Türks angeschlossen und im normalen Blut zwischen kleinen, mittelgrossen und grossen Lymphocyten nicht unterschieden. Im Schweineblut sind vorwiegend kleine Lymphocyten mit einem durchschnittlichen Durchmesser von 8 μ, neben ihnen finden sich nicht zu selten mittelgrosse Formen, grosse Lymphocyten kommen normalerweise nur vereinzelt vor; dort wo sie in grösserer Menge auftreten, wird dies eigens hervorgehoben werden.

Mit Triacid gefärbt ist der Kern der Lymphocyten hellgrün, bläschenförmig und grenzt sich gegen das hier völlig homogene Protoplasma scharf ab. Das Protoplasma ist entweder gar nicht gefärbt oder zeigt einen ganz schwachen gelbrötlichen oder bräunlichen Farbton. Bei Methylenblaufärbung zeigt das Protoplasma der Lymphocyten durchaus kein gleichmässiges Verhalten und es wäre gefehlt, nur jene Zellen als Lymphocyten zu bezeichnen, deren Protoplasma dunkler tingiert erscheint als der Kern; man findet hinsichtlich der Basophilie unter den Lymphocyten des Blutes drei verschiedene Typen, die verschiedenen Altersstufen entsprechen dürften. Erstens Zellen, bei denen das Protoplasma dunkler gefärbt ist als der Kern; sie bilden die Hauptmenge, zweitens Zellen, bei denen der dünne Protoplasmasaum sich heller färbt als der Kern und drittens solche, wo eine Differenz zwischen Kern und Protoplasma durch die Färbung überhaupt nicht zu erzielen ist. Da es ausserdem unter diesen Zellen, wie schon früher erwähnt wurde, auch noch Grössenunterschiede gibt, ist es erklärlich, dass eine Unzahl besonderer Zellarten von den verschiedenen Beobachtern schon aufgestellt worden ist. Bei einer solchen Sonderung wird man aber häufig auf Schwierigkeiten stossen und nicht immer mit Sicherheit entscheiden können, in welche Gruppe man diese oder jene Übergangszelle rechnen soll. Es sei hier noch bemerkt, dass das Protoplasma bei Färbung mit Methylenblau häufig fein strukturiert erscheint.

Bei der Feststellung der prozentuellen Verhältnisse der einzelnen Zellarten wurde nach den allgemein gebräuchlichen

Methoden vorgegangen. Das Blut wurde in möglichst dünner Schichte auf Deckgläschen gestrichen, die gefärbten Präparate am Kreuztisch durchsucht, jede Zelle notiert; auf diese Weise wurden mindestens 500 Zellen jedesmal gezählt.

Schwein I.

Das Tier ist 4½ kg schwer, 4 Wochen alt, frisst sehr gut. Die Fütterung mit Milch und Brot erfolgt dreimal täglich, um 7 Uhr früh, 12 Uhr mittags und 6 Uhr abends. Die Zählung wurde, wenn keine näheren Angaben gemacht sind, um ½12 Uhr vormittags vorgenommen. Die Verteilung der einzelnen Zellarten ist aus folgender Tabelle ersichtlich.

Datum	Absolute Leukocytenzahl in cm³	Davon in Prozentzahlen:					Absolute Erythrocytenzahl in Mill.	Normoblasten	Myelocyten
		Polymorph Neutr.	Polymorphkernige Eosinophile	Mastzellen	Lymphocyten	Grosse Leukocyten Ehrlichs und Uebergangsformen			
30. VI.	15,000	56,6	3,8	vereinzelt	39,6	2	7,08	ganz vereinzelt	—
1. VII.	16,000	60	6	vereinzelt	30	4	6,08	—	—
2. VII.	16,200	61,0	3,6	vereinzelt	33,4	2	6,20	—	—
3. VII.	15,600	58,6	3	0,5	37,4	1	—	—	—
7. VII.	16,000	58,8	4,8	0,4	34,4	2	—	ganz vereinzelt	—
8. VII. 5h	17,000	72,0	3,5	ganz vereinzelt	33,0	1,5	—	—	—
13. VII.	18,000	64,3	4,2	0,2	32,50	vereinzelt	5,95	—	—

Während der ganzen Zeit verhielt sich das Tier vollkommen normal und frass mit grösstem Appetit sein Futter, welches aus roher Kuhmilch mit eingebrocktem Brot bestand; die Blutuntersuchung wurde immer zwischen zwei normalen Mahlzeiten vorgenommen, sodass eine Beeinflussung der Blutzusammensetzung durch starkes Hungern oder durch kurz vorhergegangene Nahrungsaufnahme nach Möglichkeit vermieden wurde.

Was zunächst die roten Blutkörperchen betrifft, so beträgt ihre Durchschnittszahl 6,2 Mil. Hinsichtlich ihrer Form sind fast alle rund, gut erhalten, doch bestehen ziemlich grosse Schwankungen in der Grösse. Auffallend grosse Formen, Megalocyten, sowie sehr kleine Formen, Mikrocyten sind nicht vorhanden. Normoblasten finden sich in den meisten Präparaten nicht vor,

nur hie und da, meist nach Durchsicht mehrerer Präparate, stösst man auf eine kernhaltige Zelle von der Grösse der gewöhnlichen Blutkörperchen; Normoblasten und Normocyten sind orthochromatisch gefärbt.

Geldrollenbildung der roten Blutkörperchen Ich möchte an dieser Stelle auf dieses bekannte Phänomen zu sprechen kommen, da sich bei Schweinen ein eigentümliches Verhalten in dieser Hinsicht beobachten liess.

Bringt man einen frischen Blutstropfen vom Menschen auf einen Objektträger und deckt ihn mit einem Deckgläschen schnell zu, so sieht man unterm Mikroskop, wie die einzelnen roten Blutkörperchen mit ihren Breitseiten an einander liegen, ja sogar fest aneinander zu haften scheinen. Die aneinander gereihten Blutkörperchen wurden treffend mit Geldrollen verglichen.

Beim Menschen gilt die Geldrollenbildung der Erythrocyten als ein Attribut des normalen Blutes, fehlt sie oder ist sie herabgesetzt, so deutet das auf eine pathologische Beschaffenheit des Blutes hin; tatsächlich findet man auch bei schweren Anämien, besonders bei primären die Rollenbildung häufig aufgehoben. Will man aber aus dem Fehlen der Rollenbildung irgendwelche Schlüsse ziehen, so dürfen gewisse Vorsichtsmassregeln nicht ausser acht gelassen werden. Vor allem darf der Blutstropfen zwischen Objektträger und Deckglas nicht gar zu klein sein, weil dann beim Ausbreiten des Blutes das Deckgläschen durch kapillare Adhäsion so fest an den Objektträger angepresst wird, dass infolge der Raumbeschränkung die Rollen schnell auseinander fallen.

Auch muss man sich davor hüten das Blut mit chemisch wirkenden Flüssigkeiten in Berührung zu bringen; so muss man abwarten, bis der Aether, mit dem man die Stelle der Blutentnahme gereinigt hat, vollkommen verdunstet ist, weil bereits geringe Spuren von Aether imstande sind, die Rollenbildung wesentlich herabzusetzen; dasselbe gilt auch von der Reinigung der Deckgläschen.

Bei unserem Versuchstier gelang es aber trotz Beobachtung aller Vorsichtsmasregeln niemals Geldrollenbildung oder auch nur eine Andeutung hiervon wahrzunehmen. Es wurden andere junge Tiere, und zwar 7 Wochen alte Hunde zum Vergleich und zur Kontrolle herbeigezogen. Bei allen zeigte sich eine sehr schöne Rollenbildung der roten Blutkörperchen, die erst nach Verlauf von zehn Minuten wahrscheinlich durch Eintrocknen des Präparates auseinander fielen.

Fassen wir die bei diesem Tiere erhobenen Befunde zusammen, so ergibt sich Folgendes: Während einer 14 tägigen

Beobachtungszeit zeigten die weissen Blutkörperchen nur geringe Schwankungen, sowohl hinsichtlich ihrer absoluten Zahl, als auch ihrer prozentuellen Verteilung. Als Durchschnittszahl ergaben sich für:

weisse Blutkörperchen	16,000 davon
polynucleäre und polymorphe Neutrophile	60,5 %
Eosinophile	4,0 %
Lymphocyten	2,3 %
Grosse Zellen Ehrlichs und Übergangsformen .	2,3 %
Mastzellen	vereinzelt.

Das Tier wurde hierauf mittelst Durchschneidung des Halsmarkes getötet; die von Prof. H. Dexler sofort vorgenommene Obduktion ergab folgenden Befund:

Brustorgane normal, nur am Herzen erscheint die linke Atrioventrikularklappe etwas verdickt, Milz von normaler Grösse und Farbe, keine Hämolymphknoten, die Mesenterialknoten bis erbsengross, die Leber zeigt eine parasitäre Invasion (fünf bis sechs Gänge) von Cysticercus pyriformis. Auf einem Längsdurchschnitt zeigen die Rippen hinsichtlich ihrer Färbung keine Differenz zwischen Epiphysen und Diaphysen. Das Rippenmark rotgelblich. Beim Quetschen tritt aus den Epiphysen ein etwas rötlicher gefärbter Saft aus als aus den Diaphysen.

Herzblut: Aus dem im Herzen angesammelten Blut wurden Abstrichpräparate gemacht und mit Triacid und alkoholischem Methylenblau gefärbt. Die roten Blutkörperchen zeigen dieselben Verhältnisse wie die im peripheren Blute. Normoblasten äusserst spärlich. 70 % Neutrophile, 27 % kleine Lymphhocyten, vereinzelte grosse Zellen Ehrlichs, 2,5 % Eosinophile und vereinzelte Mastzellen.

Ausser dem fliessenden Blut wurden bei den meisten Tieren auch noch jene Organe auf ihren Zellgehalt untersucht, welche mit der Blutbildung resp. mit dem Blutuntergang im Zusammenhang stehen, also Knochenmark, Milz, Lymphknoten und Leber.

Die Technik war die allgemein gebräuchliche; der Saft der betreffenden Organe wurde in möglichst dünner Schicht auf Deckgläschen gestrichen. Beim Knochenmark geht man am besten so vor, dass man den quer durchschnittenen Knochen mittelst einer Quetschzange derart zusammendrückt, dass Mark aus der Schnittfläche hervorquillt; der erste dickflüssige Tropfen wird mit dem Rande eines sauberen Deckgläschen abgestreift und nicht weiter verwertet, der zweite auf möglichst leichten Druck hervorquellende Tropfen wird mit einem Deckgläschen so abgetupft, dass auf dem Deck-

gläschen das Mark ungefähr auf die Weise verteilt ist wie auf Fig. 3 ersichtlich ist. Dann wird dieses Deckgläschen mit der betupften Kante schräg auf ein anderes aufgesetzt (Fig. 4) und jetzt gewartet, bis die drei Tropfen ineinander fliessen, was durch leichtes Hin- und Herbewegen des aufgesetzten Deckgläschens beschleunigt werden kann.

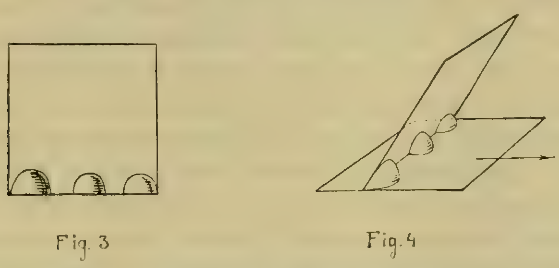


Fig. 3 Fig. 4

Fährt man dann unter leichtem Druck mit dem Deckgläschen a über das Deckgläschen b so erhält man nach kurzer Übung Strichpräparate, in denen die Zellen in einfacher Schicht angeordnet erscheinen.

Bei Milz und Leber gehe ich so vor, dass ich nach Einschneiden in das betreffende Organ in die eine Schnittfläche das Deckgläschen unter leichtem Hin- und Herschieben in der Richtung der Kante eindrücke. Zieht man dann das Deckgläschen unter leichter Seitwärtsneigung desselben hervor, so haftet genügend viel des betreffenden Gewebes daran, um auf oben geschilderte Weise Strichpräparate herzustellen. Lymphknoten werden am besten der Länge nach durchschnitten und von einer der Schnittflächen die zum Herstellen von Strichpräparaten nötige Menge des Saftes abgestreift. Die auf diese Weise erhaltenen Präparate werden dann so wie einfache Blutpräparate fixiert und gefärbt. Es ist selbstverständlich, dass so angefertigte Präparate bloss über die einzelnen Zellarten, nicht aber über deren natürliche Anordnung in den Geweben Aufschluss geben. Um solches zu erreichen, müssen Stücke der betreffenden Organe gehärtet, geschnitten und gefärbt werden.

Abstrichpräparat aus der Epiphyse der Tibia von Schwein I: (Hitzefixation durch 10 Minuten bei 140 Grad, Triacidfärbung 10 Minuten). Die grösste Menge der vorhandenen Blutzellen besteht aus Normocyten und zwar solchen, wie sie im kreisenden Blute geschildert wurden; auffallend grosse oder kleine Zellen sind nicht vorhanden, hingegen zeigen sich leichte Differenzen in der Färbbarkeit. An solchen Stellen des Präparates, wo die Zellen sehr schütter angeordnet sind, behalten die Erythrocyten ihre runde Form bei, je dichter aber die Zellen aneinander liegen, desto mehr zeigen sie polygonale oder andersartige Verzerrungen; es verdient hier hervorgehoben zu werden, dass an solchen Stellen des Präparates, wo durch die dichte Anordnung der Zellen ein mosaikartiges Bild geschaffen wird, die weissen Blutkörperchen

diesen künstlichen Formveränderungen viel mehr Widerstand entgegensetzen wie die roten. Oft sieht man wie die Leukocyten ihre runde Gestalt vollkommen beibehalten haben, während die Erythrocyten in den Zwischenräumen der aneinander stehenden weissen Blutkörperchen gleichsam als ausfüllende Masse eingelagert erscheinen, wobei sie, den Konturen der Weissen sich anschmiegend, oft die seltsamsten Gestalten annehmen. Zeigen auch derartige Stellen in den Präparaten das verschiedene Verhalten der Zellen unter gleichen Einflüssen sehr gut, so sind sie sonst zur Beurteilung der Formelemente nicht zu verwerten. Neben Normocyten finden sich zahlreiche Normoblasten. Die Kerne derselben sind grün bis schmutzigblau und gegen das Protoplasma scharf abgegrenzt; bisweilen treten auch in den Kernen Lücken auf, durch die dann das gefärbte Protoplasma der Zelle durchscheint; davon zu unterscheiden sind rötliche Punkte und Linien, welche den Kern oft durchsetzen und als Anhäufung von Kernsaft bezeichnet werden. Die Form des Kernes ist meist rund, selten gelappt. Zellen mit einem Kern sind in überwiegender Mehrzahl vorhanden. Bedeutend seltener sind zweikernige Normoblasten. Sehr wenig ausgesprochen ist bei diesem Tiere die Polychromasie der roten Blutkörperchen. Die Erythrocyten dieses Knochenmarks tingieren sich fast ausschliesslich im Orangeton (orangeophil, Engel), ausgesprochen fuchsinophile Zellen sind selten. In Eosin-Methylenblaufärbung fällt diese gleichmässige Färbung aller roten Zellen ebenfalls auf; auch hier finden sich nur wenige roten Blutkörperchen, deren helles Eosinrot durch Aufnahme von Methylenblau abgeschwächt ist. Dagegen zeigen die Normoblasten häufiger metachromatische Färbung; sehr schön ist dieselbe zu sehen bei Färbung mit alkoholischem Methylenblau, durch das die methachromatisch gefärbten Zellen blau erscheinen und von dem gelbgrünen Ton der orthochromatisch gefärbten Zellen deutlich abstechen (siehe Taf. XXXVI). Die weissen Blutkörperchen bilden im mit Triacid gefärbtem Knochenmarkabstichpräparat ein buntes Mosaik. Wir sehen zuerst polymorphkernige neutrophile Zellen wie sie im Blute beschrieben wurden; mehr wie dort fällt hier der Grössenunterschied auf, indem oft zwei nebeneinander liegende Zellen, die also unter denselben äusseren Verhältnissen stehen, eine nicht unbeträchtliche Differenz der Grösse zeigen. Nicht zu selten

sieht man auch sogenannte Pseudolymphocyten, das sind polymorphkernige neutrophile Zellen von der Grösse kleiner Lymphocyten, weniger zahlreich sind polymorphkernige Eosinophile. Dann finden sich neutrophile und eosinophile Zellen mit einfach gestaltetem Kern und fliessende Übergänge zu Zellen, deren Kern rund, bläschenförmig ist; diese Zellen führen den Namen Myelocyten und zwar je nach der Färbbarkeit der Granula neutrophile, eosinophile oder basophile Myelocyten. Myelocyten und Normoblasten verleihen dem Knochenmark das charakteristische Gepräge. Die Grösse der neutrophilen Myelocyten, der Myelocyten „*Κατ᾽ἐξοχὴν*“ schwankt ebenso wie die der polymorphkernigen Neutrophilen innerhalb weiter Grenzen. Die Granulationen dieser Zellen sind beim Schwein so fein, dass sie leicht übersehen werden können; sie scheinen noch zarter zu sein, als die Körnchen der reifen Zellen. Wir sehen zwei Typen von Myelocyten, solche mit breitem Protoplasmasaum, neben Zellen mit wenig Protoplasma. Zumeist färbt sich der Kern der letzteren dunkler. Neben den Myelocyten finden sich Zellen mit homogenem breitem Protoplasmasaum und vorwiegend rundem Kern. Von diesen Zellen zu den Myelocyten finden sich Übergänge. Dann sehen wir noch ganz grosse Zellen, die im Triacidpräparat aber wenig differenziert erscheinen. Kleine, mittelgrosse und vereinzelte grosse Lymphocyten mit mehr oder weniger vom Kern differenziertem zartem Protoplasmasaum treten durch andere Färbungen ebenfalls deutlicher hervor.

Von eosinophil granulierten Zellen zeigen sich wiederum kleine und grosse einkernige mit mehr oder weniger breitem Protoplasmasaum und mehr oder weniger dunklem Kern.

Die groben eosinophilen Granulationen weisen deutlich zwei Farbennuancen auf; es gibt grobgranulierte Zellen, deren Körnchen mehr ins Violette hinüber reichen neben solchen, deren Granula sich im ausgesprochenen Orangeton färben. Während wir also hier die polychromatische Färbung der Normocyten vermissen, finden wir, wenn wir uns so ausdrücken dürfen, fuchsinophile und orangeophile Granula in den Eosinophilen. Einzelne aus dem Zellverbande losgelöste Granula sind stets fuchsinophil, ebenso die Körnchen der ganz grossen Zellen, während häufig kleine Zellen von der Grösse der normalen Formen den Orangeton führen (Taf. XXXVI, Fig. 2).

Auch in Eosin-Methylenblau-Präparaten können wir deutlich zwei Nuancen unterscheiden und wir sehen auch hier, dass gerade die kleinen Formen meist hellrote, die grösseren etwas blassere Körnchen beibehalten.

Die Erscheinung der Doppelfärbigkeit verdient deshalb grosse Aufmerksamkeit, weil bekanntlich zwischen diesen groben Granulationen und den roten Blutkörperchen enge Beziehungen bestehen, und immer mehr Beweise für die Hämoglobinnatur der acidophilen Granula erbracht werden. Wir dürfen nicht ausser acht lassen, dass es in unserer Macht steht, die Färbung der Granulation je nach dem Hitzgrade zu modifizieren, und dass wir sowohl den Orangefarbenton als auch den violetten Ton künstlich erzielen können. Das Auffallende in unseren Präparaten ist nur, dass unter denselben Bedingungen oft an zwei neben einander liegenden Zellen diese Farbendifferenzen gefunden werden.

Bevor ich mich der Beschreibung der mit basischen Farbstoffen gefärbten Knochenmarkspräparate zuwende, möchte ich nicht unerwähnt lassen, dass häufig Versuche gemacht wurden, in dieses Gewirr der verschiedenartigsten Zellen ein System zu bringen und möglichst viele von ihnen von einer gemeinsamen Stammform abzuleiten.

Wenn wir das wesentliche hervorheben, finden wir, dass Virchow, Uskoff, Benda, Fränkel u. a. alle Leukocyten vom Lymphocyten abgeleitet wissen wollen, während Ehrlich und seine Schüler streng zwischen dem Lymphocytensystem und dem System der granulierten Blutkörperchen scheiden. Im Knochenmark sollen die granulierten polymorphkernigen Leukocyten aus den entsprechenden Myelocyten entstehen; im kreisenden Blute kommt noch ein Bildungsmodus dazu, nämlich das Entstehen polymorphkerniger Leukocyten aus den grossen einkernigen Zellen Ehrlichs. Letztere zählt Ehrlich aber wegen ihres breiten Protoplasmasaumes nicht zu den Lymphocyten. Pappenheim, der zugibt, dass aus dieser Zellform polymorphkernige Leukocyten entstehen können, will sie wegen ihres tinctoriellen Verhaltens zu den Lymphocyten gerechnet wissen; er wendet sich dagegen, dass die Grösse des Protoplasmaleibes als massgebend angesehen werden soll, die Zelle von den Lymphocyten loszulösen und hält diesen Vorgang ebensowenig begründet als wenn man Myelocyten mit engem Protoplasmaleib trotz ihres tinctoriellen identischen Verhaltens mit den gewöhnlichen Myelocyten von letzteren loslösen wollte. Im übrigen auf den Prinzipien Ehrlichs fussend bahnt Pappenheim eine Vermittlung zwischen jenen an, die alle Leukocyten als eine fortlaufende Entwicklungsreihe ansehen wollen und der strengen Ehrlichschen Zweiteilung des Leukocytensystems. In dem grossen basophilen blasskernigen Lymphocyten sieht Pappenheim die Ausgangszelle für alle übrigen Blutkörperchen, als eine Stammzelle, die sich entweder in der Richtung der Lymphocyten oder in der Richtung der Granulocyten weiter entwickelt. Nach Türk gehen zwei Systeme neben-

einander: „Das eine System, das lymphoide, bildet durch Teilung von grossen, blasskernigen, ungranulierten Zellen (grosse Lymphocyten, Lymphogonien) das Endprodukt seiner Differenzierungsreihe, den kleinen Lymphocyten der Lymphe und des strömenden Blutes. Dieser altert und geht als Lymphocyt zu Grunde. Eine embryonale Vorstufe der grossen Lymphocyten, welche im normalen Lymphoidgewebe später nicht mehr vorkommen, dürften die Lymphoidzellen darstellen; sie stehen jedenfalls der gemeinsamen Stammzelle näher. Das zweite System ist das myeloide. Der charakteristische Moment seiner leukoblastischen Differenzierung ist die Bildung granulierter Elemente. Diese erfolgt zunächst aus ungranulierten einkernigen Elementen, welche von den grossen Lymphocyten (schwach basophiles Protoplasma) des Lymphoiden-Apparates zu scheiden sind, den lymphoiden Markzellen. Diese bilden unter Abnahme der Basophilie des Protoplasma und unter Zunahme der Protoplasmamasse Granulationen und zwar feinkörnige und grobkörnige". Türk leitet also die kleinen Lymphocyten von den grossen ab; „im normalen Blut ist der grosse Lymphocyt der Ausgangspunkt der Lymphocytengruppe. Der Ausgangspunkt der granulierten Zellen ist die lymphoide Markzelle. (Stark basophiles Protoplasma.)"

Beide Ausgangsformen enstammen aber einer gemeinsamen Form der lymphoiden Stammzelle, die im postembryonalen Leben normaler Weise nicht mehr vorhanden ist.

In unserem Knochenmark haben wir mit der Triacidfärbung folgende Zellen feststellen können: polymorphkernige Neutrophile, neutrophile kleine Myelocyten mit meist dunklerem Kern und neutrophile grosse bis ganz grosse Myelocyten mit blassem Kern, dann Zellen vom Typus der Myelocyten, aber mit äusserst spärlichen Granulationen und schliesslich Zellen ohne Granulationen, mit teils schmalem, teils breiterem Protoplasmaleib. Dann kleine und grosse eosinophile Myelocyten, wenige polymorphkernige eosinophile und Lymphocyten.

Färben wir ein solches Knochenmarkspräparat nach der eingangs geschilderten Mastzellenmethode mit alkoholischem Methylenblau, so finden wir wieder Normocyten und Normoblasten, dann die durch ihre charakteristische Zellform leicht erkennbaren polymorphkernigen Neutrophilen, deren Protoplasma vollkommen ungefärbt bleibt, dann neutrophile Myelocyten, deren Protoplasma eine mehr oder weniger starke basophile Quote aufweist. Solche Myelocyten haben einen Kern, der sich ziemlich dunkel färbt, das Protoplasma ist lichter und sieht so aus, als ob es mit feinsten blauen Stäubchen überschüttet wäre; dann finden wir Zellen, deren Protoplasmasaum ungefähr in einem Drittel des Umfanges ebenso beschaffen ist, während die beiden anderen

Drittel viel stärker basophil sind. Bei solchen Zellen ist der Kern gewöhnlich schon etwas lichter; schliesslich sehen wir unter Zunahme der Basophilie und unter Verengerung des Protoplasmaringes fliessende Übergänge bis zu Zellen, die folgendermassen beschaffen sind: Grosser, bläschenförmiger, lichter Kern, stark basophiles Protoplasma. Bei diesen Zellen bricht die Entwicklungsreihe ab.

Sehr schön lässt sich an diesen basischen Präparaten die Entwicklung der Mastzellen verfolgen (Taf. XXXVI, Fig. 1). Wir sehen zuerst wieder die grossen Zellen mit lichtem Kern und stark basophilem Protoplasmasaum (Lymphoide Markzelle Türk, Myeloblast Nägeli); dann eine Zelle, in der an einer umschriebenen Stelle des Protoplasmas einzelne metachromatisch verfärbte Körnchen eingelagert sind; eine zweite Zelle trägt schon mehr solcher Körnchen, und dort, wo sie eingelagert sind, hat das Protoplasma stark an Basophilie eingebüsst. Lichte ungefärbt gebliebene Stellen blicken zwischen den metachromatischen Körnchen hindurch, und nur das letzte Drittel des Protoplasmasaumes zeigt uns noch die Zugehörigkeit der Zelle zu den oben beschriebenen Ausgangsformen; dieses Drittel hat noch seine intensive Basophilie bewahrt und zeigt keine Granulationen. Der Kern ist etwas dunkler geworden. Von solchen Zellen zu typischen basophilen (metachromatisch granulierten) Myelocyten sehen wir zahlreiche schrittweise Übergänge. Der basophile (metachromatische) Myelocyt ist die Mutterzelle für die kleinen Myelocyten, die durch indirekte Teilung aus ihm hervorgehen, einen etwas dunkleren Kern haben und reichlich mit metachromatischen Granulationen besetzt sind; die weitere Reifung bringt dann die Lappung des Kernes mit sich, die Basophilie des Protoplasmas ist vollkommen verloren gegangen, womit wir bei den reifen Mastzellen des kreisenden Blutes angelangt sind.

In den basischen Präparaten sieht man noch vereinzelte Riesenzellen, die oft vakuolenartige Einschlüsse enthalten.

Ob die Mastzellen ausser diesem Entwicklungsmodus, der mit dem der übrigen granulierten Zellen parallel läuft, auch noch einen anderen besitzen, soll vorläufig dahingestellt bleiben.

Von den Mastzellenmyelocyten sei noch erwähnt, dass ihre Granulation ebenso scharf begrenzt ist wie die der Eosinophilen, dass aber die Zellen niemals solche Grössen erreichen wie die

grossen eosinophilen Myelocyten. In letzteren zeigt sich mit dieser Färbung sehr schön die Basophilie des Grundprotoplasmas.

Bei der Färbung mit Eosin-Methylenblau tritt die ziemlich starke Färbbarkeit des Protoplasmas neutrophil granulierter Zellen mit Eosin sehr schön hervor; je weiter hinauf man diese Zellen in der Entwicklungsreihe verfolgt, desto mehr sieht man diese Eigenschaft verschwinden und der basischen Quote Platz machen. Auch die Differenz der Normoblastenkerne, unter denen man chromatinärmere und chromatinreichere Unterschiede kennt, kommt bei dieser sowie der vorigen Methode schön zur Geltung.

Lymphknoten: Die untersuchten Knoten stammen aus dem Mesenterium, waren ungefähr erbsengross und auf dem Durchschnitte weisslich-gelb; der abgestrichene Saft mehr weisslich. Im Triacidpräparat, das auf die oben geschilderte Weise hergestellt wurde, sehen wir rote Blutkörperchen in nicht zu grosser Menge, an denen vor allem Unterschiede in der Färbbarkeit, aber auch Zerfallerscheinungen erkennbar sind (s. folg.). Normoblasten habe ich keine gesehen. Von ungranulierten Zellen finden sich vorwiegend kleine Lymphocyten, dann aber auch grössere Zellen, welche in anderen Färbungen deutlicher hervortreten. Von granulierten Zellen fallen durch ihre grosse Zahl namentlich die eosinophilen Zellen auf. Auch polymorphkernige Neutrophile sind reichlich vorhanden, doch entspricht das Verhältnis dieser beiden Zellenarten durchaus nicht dem im kreisenden Blute gefundenen. Ausserdem fällt noch auf, dass unter den Eosinophilen ziemlich häufig Einkernige sind, ferner dass die Zellen häufig klein sind, bedeutend kleiner als die Eosinophilen des kreisenden Blutes; der Kern ist meist hellgrün. An den eosinophilen Zellen ist noch ein Umstand zu bemerken: eine Differenz in der Grösse der Granula, die bedeutend beträchtlicher ist als im Blute und Knochenmark. Woher stammen die vielen eosinophilen Zellen? Sollen sie vom durchströmenden Blute oder der Lymphe in höherem Maße zurückgelassen werden, entstehen sie etwa in dem Knoten selbst oder kommen sie aus dem benachbarten Darm?

Die Ansammlung eosinophiler Zellen in den Lymphknoten des Mesenteriums einiger Haussäugetiere wurde bereits vor mehr als 20 Jahren von Slevogt beschrieben. Hoyer fand, dass diese Zellen in den Mesenterialknoten am häufigsten vertreten waren, weniger zahlreich in Axillar- und Cervicalknoten. Du Bois wies nach, dass eosinophil granulierte Zellen im

Darmtractus des Schweines am meisten im Dünndarmteil vorkommen. Von anderer Seite wurde wieder gefunden, dass ein Zusammenhang bestehe zwischen der Tätigkeit des Darmes und dem Auftreten eosinophiler Zellen.

Die in den Lymphknoten aufgefundenen neutrophilen Zellen tragen durchwegs die Charaktere alter Zellen. Ihr Kern ist meist vielfach gelappt und gewunden oder sogar in Mehrzahl vorhanden, das Protoplasma hat die Basophilie verloren und tingiert sich ziemlich intensiv mit Eosin. Dagegen führen die Eosinophilen häufig einen runden Kern.

Zur Beurteilung der Kernform eosinophiler Zellen eignen sich am besten die mit alkoholischem Methylenblau gefärbten Präparate, da die mit Triacid und Eosin intensiv gefärbten Granula häufig die Konturen des Kernes so überlagern, dass die Form nicht deutlich erkennbar ist. In den mit Methylenblau gefärbten Präparaten sind aber die Granula mit vollster Sicherheit als eosinophile zu erkennen und die Konturen des Kernes treten scharf hervor.

Wir werden später noch auf die hier behandelte Frage zurückkommen und wenden uns jetzt den übrigen Zellen des Lymphknotens wieder zu. Vor allem finden wir eine beträchtliche Menge von Mastzellen, fast in jedem fünften Gesichtsfeld eine (hom. Im. $^{1}/_{12}$); sie sind ungefähr so zahlreich wie die Eosinophilen und umfassen vorwiegend kleine Formen etwas von der Grösse mittelgrosser Lymphocyten; daneben aber gibt es auch etwas grössere Formen. Ganz grosse Mastzellen fehlen. Die kleinen Mastzellen haben meist einen dunkelgefärbten runden Kern; der Kern der grösseren Formen ist meist lichter und gelappt. Einmal fand ich ein Bild, das sehr für eine Teilung einer Mastzelle spricht. Wir haben es offenbar mit zwei verschiedenen Formen von Mastzellen zu tun: erstens die Gruppe der kleinen dunkelkernigen (meist rundkernigen), zweitens die (hier bedeutend spärlichere) Gruppe der grösseren hell- und zumeist gelappt-kernigen.

Die zweiten sind mit denen im Blute identisch und stellen wohl hämatogene Mastzellen vor.

Die ersten dürften histiogene Zellen sein und es ist dann auch erklärlich, wie so trotz der äusserst spärlichen Zellen im Blute in dem Lymphknoten sich doch zahlreiche basophil granulierte Formen finden.

Neben den durch ihre stark lichtbrechenden Granulationen deutlich erkennbaren Eosinophilen, den polymorphkernigen Neutrophilen mit unstrukturiertem Protoplasma und den beiden Formen der Mastzellen, finden sich noch die an Zahl weitaus überlegenen eigentlichen Elemente der Lymphknoten, die Lymphocyten. Die grösste Menge besteht aus kleinen Lymphocyten mit hier zumeist dunkel gefärbtem Kern und wechselnd starker Affinität des schmalen Protoplasmasaumes zum Methylenblau. Dann sehen wir grosse Lymphocyten, die sich auf den ersten Blick nicht von lymphoiden Markzellen des Knochenmarkes unterscheiden lassen. Im Durchschnitt sind sie vielleicht etwas kleiner, und der Kern nimmt etwas mehr Methylenblau auf.

Durchmustern wir aber das Präparat, so fällt uns sofort auf, dass alle die zahlreichen Übergangsformen, die wir im Knochenmark gesehen haben, wie Abnahme der Basophilie des Protoplasmas unter Breitenzunahme desselben und Einlagerung von Granulationen, fehlen. Mitunter sehen wir nur eine Abnahme der Basophilie, aber das Protoplasma bleibt dann als schmaler den Kern umgebenden Saum erhalten, und Körnchen erscheinen nicht abgelagert. In der Triacidfärbung unterscheiden sich diese beiden Stammzellen etwas besser von einander, indem bei den grossen Lymphocyten der Kern zumeist hellgrün ist, und das Protoplasma ungefärbt bleibt, während bei den myeloiden Stammformen der Kern etwas mehr ins Blau übergeht, und das Protoplasma deutlicher hervortritt; doch ist nicht zu verschweigen, dass es hier und dort Zellen gibt, die ohne Zusammenhang mit dem übrigen Gewebe wohl auch der geübteste Beobachter nicht auseinander halten könnte. Sobald man natürlich einmal die Übergangsformen zur Granulation, das anderemal die grosse Menge kleiner Lymphocyten sieht, wird die Differentialdiagnose leicht gestellt sein.

In den Lymphknoten finden sich auch noch wie im Knochenmark einzelne Zellen, die in Methylenblaufärbung so intensiv blau gefärbt werden, dass zwischen Kern und Protoplasma überhaupt nicht zu unterscheiden ist, diese Zellen werden allgemein als Reizungsformen bezeichnet.

Bevor ich mich den einzelnen Zellen der Milz zuwende, möchte ich die aus Ehrlichs Laboratorium hervorgegangene Arbeit von Kurloff erwähnen, der Meerschweinchen die Milz entfernte und die hierauf einsetzende

Blutveränderung studierte. Kurze Zeit nach der Milzexstirpation kam es zu einer beträchtlichen Vermehrung der weissen Blutkörperchen und zwar speziell der Lymphocyten, bei der Mehrzahl der Tiere ging aber diese Vermehrung im Laufe des ersten Jahres zurück, im Laufe des zweiten Jahres kam es zu einer wesentlichen Vermehrung der eosinophilen Zellen, die pseudoeosinophilen, die physiologisch den Neutrophilen des Menschen entsprechen, zeigten keine Veränderung.

Ehrlich fasst die Befunde dahin zusammen, dass die Bedeutung der Milz für die Produktion der weissen Blutkörperchen keineswegs erheblich sein kann und dass, wenn wirklich Zellen von ihr erzeugt werden, diese nur körnchenfein sein müssen.

Hinsichtlich der roten Blutkörperchen finden wir bei einzelnen Tiersorten ein verschiedenes Verhalten. Bei normalen Mäusen sehen wir relativ viele kernhaltige rote Blutkörperchen in der Milz, beim Kaninchen schon bedeutend weniger, beim normalen Hund fehlen sie schliesslich vollkommen.

Milz des Schweines. (Triacidfärbung). Zahlreiche Erythrocyten von derselben Tingierbarkeit wie in den Lymphknoten. Kernhaltige Rote vom Typus der Normoblasten sind selten, und es dürfte sich nur um Zellen handeln, die aus dem Knochenmark stammen und auf dem Wege des Kreislaufes in die Milz eingeschwemmt wurden. Jedenfalls dürfte diese Annahme eher zu rechtfertigen sein als die, diese spärlichen, einzeln auftretenden Normoblasten als Bildungsstätten der Erythrocyten anzusehen. Den einwandfreien Beweis dafür zu erbringen, ob eine im Gewebe aufgefundene Zelle hier entstanden ist, oder ob sie bloss eingeschwemmt wurde, ist auf histologischem Wege wohl schwer zu erbringen.

Von granulierten Zellen finden wir zahlreiche polymorphkernige Neutrophile und vereinzelte typische neutrophile Myelocyten. In den Lymphknoten haben wir gesehen, dass die neutrophilen Leukocyten durchwegs jenen Typus aufweisen, der uns berechtigt, sie als reife Zellen zu betrachten, die durch Lymphe und Blut eingeschwemmt wurden.

Wie steht es nun mit den Neutrophilen in der Milz? Auch hier tragen fast durchwegs alle Neutrophilen den Charakter alter, reifer Zellen. Nur die Myelocyten und äusserst wenige Zellen mit schwach gebuchtetem Kern führen mehr oder weniger basophiles Protoplasma und repräsentieren sich daher als Jugendformen; die Zahl dieser Zellen ist aber verschwindend klein; dass die Myelocyten während der Agonie des Tieres aus dem Knochenmark eingeschwemmt sein könnten, ist unwahrscheinlich,

da im Herzblut keine gefunden wurden. Es bleibt also nichts anderes übrig, als in dieser Schweinemilz, wenn auch nur äusserst minimal, so doch eine Bildungsstätte für neutrophil granulierte Zellen zu erblicken.

Eosinophile Zellen sind sehr zahlreich, für sie gilt hier dasselbe, was bei den Lymphknoten erwähnt wurde, Mastzellen sind reichlich, zumeist die grösseren aus dem Blute stammenden Formen.

Im Methylenblaupräparat treffen wir wieder die grosse Stammzelle; hier gehen aber die beiden früher geschiedenen Zellen so ineinander über, dass nur bei wenigen Zellen eine sichere Differenzierung möglich ist; dazu kommt noch, dass wir hier beide Differenzierungsreihen nebeneinander antreffen.

Bei weitem überwiegend ist die Gruppe der grossen Lymphocyten und der aus ihnen hervorgehenden kleinen Lymphocyten. Ganz vereinzelt sehen wir Zellen, wo der Protoplasmasaum breiter wird, an Basophilie verliert und der Kern chromatinreicher wird. Wenige dieser Zellen nehmen, wie wir früher gesehen haben, neutrophile Granula in ihren Zelleib auf und werden zu Myelocyten. Die Mehrzahl bleibt ungranuliert und unter stetigem Sinken der Basophilie des Protoplasmas sehen wir aus ihnen die einkernige Zelle der Milz entstehen. Wir haben es hier wohl mit einem rudimentären Zweig der Blutbildung zu tun, mit einem letzten Rest der Bildung granulierter Zellen.

Es sei mir gestattet gleich an dieser Stelle unter Vorwegnahme der an den übrigen Tieren erhobenen Befunde eine genealogische Übersicht über die Bildung der weissen Blutkörperchen im Knochenmark, Lymphknoten und Milz beim Schweine zu entwerfen.

Alle drei Organe stellen Bildungsstätten für weisse Blutkörperchen dar. So weit aber auch die Endprodukte der einzelnen Differenzierungsreihen auseinanderstehen, so nahe verwandt sind jene Zellen, von denen beim ausgetragenen Schwein die einzelnen Gruppen ihren Ausgang nehmen und die wir, je nachdem sie in den Lymphknoten ausschliesslich Stammzellen der Lymphocyten, im Knochenmarke jedenfalls bei weitem überwiegend Stammzellen der Granulocyten vorstellen, als Lymphocytenstammzellen beziehungsweise Granulocytenstammzellen bezeichnen wollen. In

der Milz wollen wir den Namen Stammzelle der Milz wählen, indem wir hier beide Richtungen mit Sicherheit vertreten finden.

Im Knochenmark, Lymphknoten und Milz haben diese Stammzellen eine wechselnde aber meist beträchtliche Grösse und imponieren durch ihr stark basophiles Protoplasma, das einen zumeist runden chromatinarmen Kern als schmaler Saum umgibt, als junge Zellen. Tinctoriell und morphologisch stehen diese Zellen einander so nahe, dass an einzelnen von ihnen aus dem umgebenden Gewebe losgelösten Exemplaren, die Zugehörigkeit zu dem einen oder dem anderen System schwer zu erkennen ist. Im Knochenmark entwickeln sich diese Zellen unter Abnahme der Basophilie des Protoplasmas und unter Volumzunahme desselben (und Zunahme der chromatischen Substanz in Kern) zu typischen Myelocyten, die je nach der Affinität der in ihnen auftretenden Körnchen in eosinophile, neutrophile und Mastzellenmyelocyten zu scheiden sind.

In den Lymphknoten entwickeln sich die Stammzellen zu kleinen Lymphocyten weiter.

In der Milz differenzieren sich diese Zellen in zwei Richtungen, entweder zu kleinen Lymphocyten (Hauptmenge) oder zu neutrophilen Myelocyten.

Die letzte Differenzierung stellt nur einen rudimentären Entwicklungszweig vor. Viele dieser Zellen entwickeln sich so weiter, dass das Protoplasma an Basophilie abnimmt, ohne dass aber Granulationen darin auftreten. Dann spricht auch die spärliche und ausschliessliche Bildung neutrophil granulierter Myelocyten dafür, dass wir es hier nur mit den letzten Resten einer in früheren Entwicklungsstadien vorhandenen Zellbildung zu tun haben. Die weitere Entwicklung der Zellen geht dann so vor sich, dass aus dem grossen Myelocyten durch indirekte Teilung kleine werden (dunkler Kern und schmales Protoplasma), die unter weiterer Abnahme der Basophilie und Einbuchtung des Kernes heranreifen zu den neutrophilen, eosinophilen Polymorphkernen und Mastzellen des kreisenden Blutes. Aus den grossen Lymphocyten entstehen kleine und nicht zu selten auftretende Figuren von Kernteilung sprechen dafür, dass auch diese Zellen ihrerseits wieder sich durch indirekte Teilung vermehren.

Graphisch dargestellt ergibt sich folgende Skizze:

Lymphocytenstammzelle der Milz

Lymphocyten

Granulocytenstammzelle der Milz

Myelocyten   Einkernige der Milz

Lymphocytenstammzelle der Lymphknoten

Lymphocyten

Granulocytenstammzelle

Neutrophiler   Eosinophiler   Mastzellenmyelocyt

Neutrophiler   Eosinophiler   Polymorphkern.   Mastzelle.

Ein solches System, wie es mit geringen Abweichungen von Türk und Pappenheim für die Blutbildung beim Menschen aufgestellt wurde, zeigt, dass die strenge Teilung von Ehrlich insofern zu Recht besteht, als im Körper tatsächlich Territorien bestehen, die sich so gut wie ausschliesslich mit der Bildung der einen oder der anderen Zellengruppe befassen, und dass zwischen der reifen granulierten Zelle und dem kleinen Lymphocyten insofern eine vollkommene Scheidung zu treffen ist, als aus der einen Zelle niemals die andere werden kann (hier sind natürlich nur diejenigen Zellen gemeint, die normalerweise ins Blut gelangen).

Auch die Unisten, die ein einheitliches System anstreben, kommen auf ihre Rechnung, indem wir sehen, wie die schliesslich getrennten Gruppen in der Entwicklung nach rückwärts convergieren, und wie wir schon in der Stammzelle ein Entwicklungsstadium vor uns haben, wo eigentlich nur die weitere Differenzierung uns gestattet, eine strenge Sonderung zu treffen. Weiter nach rückwärts, über die Stammzelle hinaus, die Entwicklungsreihe zu verfolgen, sind wir beim ausgetragenen Tiere nicht mehr imstande.

Die während der ganzen Beobachtungszeit nur wenig schwankende absolute Zahl der Blutkörperchen, ferner die geringe Schwankung in ihrer prozentualen Zusammensetzung und das überaus seltene Auftreten von Normoblasten im kreisenden Blute gaben wohl im Zusammenhang mit dem übrigen Verhalten der Vermutung volle Berechtigung, dass wir es mit einem vom hämatologischen Standpunkte normalen Tier zu tun haben; die geringe Invasion der Leber mit Parasiten scheint auf das hämatopoetische System nicht von Einfluss gewesen zu sein.

Schwein II.

Das zweite Schwein war ein Altersgenosse des ersten, entstammte jedoch einer anderen Zucht. Während der Beobachtungszeit wurde es mit dem ersten Tiere gemeinsam gehalten und auf gleiche Weise ernährt. Allgemeinbefinden ungestört.

Die Blutbefunde waren folgende:

Datum	Absolute Leukocytenzahl im cm³	Darunter in Prozentzahlen:					Absolute Erytrocytenzahl	Normoblasten	(Neutr.) Myelocyten
		Polymorphkernige Neutr.	Polymorphkernige Eosinophile	Mastzellen	Lymphocyten	Grosse Einkernige Ehrlichs und Uebergangsformen			
30. VI.	40,000	62	1,2	6,0	21,5	5	6,9	—	—
1. VII.	33,000	56	1,3	5	37,5	1,3	6,5	—	—
2. VII.	38,000	57,9	4,0	4	30,6	—	6,8	—	—
3. VII.	40,000	54	1,6	5	38,5	0,9	6,2	—	—
13. VII.	41,000	52,6	1,9	5,2	33	5,9	5,85	—	Einer mit schwach gebuchtetem Kern
14. VII.	40,000	58,3	2,4	5,6	29	2,4	5,9	—	—

Wenn wir diese Blutbefunde, die bei dem Tiere während 14 Tagen erhoben wurden, überblicken, so fällt uns vor allem die abnorm hohe Zahl der weissen Blutkörperchen auf; dieselbe schwankte zwischen 33 und 41,000, ist also als ziemlich konstant zu bezeichnen; auch die prozentuelle Verteilung der einzelnen Arten zeigt nur geringe Schwankungen. Besonders auffallend sind die konstant hohen Zahlen für Mastzellen. Einmal wurde ein neutrophil granulierter Myelocyt gefunden. Normoblasten wurden nirgends gefunden, obzwar nach ihnen auf das sorgfältigste gesucht wurde. Die Normocyten zeigen stets orthochromatische Färbung, nur in ihrer Grösse unterliegen sie auch hier beträchtlichen Schwankungen. Die Durchschnittswerte für die Zellen sind folgende:

Rote Blutkörperchen . . . . 6,4 Mill.
Weisse Blutkörperchen 38,000

Neutrophile	57 %
Eosinophile	2 %
Mastzellen	5,3 %
Lymphocyten	32 %
Grosse Einkernige und Übergangsformen	3,1 %

Im Vergleich mit dem ersten Tier fällt, wie bereits oben erwähnt, vor allem die grosse Vermehrung der Mastzellen auf, die relativ das zehnfache, absolut das fünfundzwanzigfache beträgt.

Polynucleäre und Lymphocyten sind absolut vermehrt. Die Eosinophilen sind absolut vermehrt und relativ ungefähr gleich. Auf die Frage, wie diese Differenzen im Blutbefunde zu erklären sind, muss ich die Antwort schuldig bleiben, umsomehr als auch die Sektion des Tieres diesbezüglich keine Aufklärung brachte. Eine Erkrankung des Blutes selbst anzunehmen, hat wohl deshalb keine Berechtigung, weil erstens unter den weissen Blutkörperchen keine pathologischen Formen zu sehen waren, und zweitens das System der roten sich vollkommen intakt erwies. Hervorgehoben muss noch werden, dass beide Tiere in der Farbe des Blutes konstant Unterschiede aufwiesen, indem das erste Tier immer ein viel dunkleres, das zweite ein viel helleres Blut führte. Hinsichtlich der Geldrollenbildung fanden sich genau dieselben Verhältnisse wie beim ersten Versuchstier.

Herzblüt: Das dem Tier sofort nach der Tötung aus der rechten Vorkammer entnommene Blut zeigte quantitativ dieselbe zellige Zusammensetzung wie das periphere Blut. Keine Normoblasten, keine Myelocyten. Von Organen, die zum Blute in Beziehung stehen, wurden untersucht: Rippenmark, Wirbelmark, Tibiamark, Milz, Mesenteriallymphknoten und Haemolymphknoten.

Rippenmark: Triacidfärbung. Normocyten und Normoblasten vorwiegend orange, vereinzelt im Fuchsinton gefärbt. Die Mehrzahl aller Zellen bilden die Neutrophilen (Gelapptkernige und Myelocyten). Wir sehen wieder fliessende Übergänge vom polymorphkernigen Neutrophilen bis hinauf zur Stammzelle, mit ihrem bläulich grünen Kern und schmutzig rotbräunlichen, in der Farbe eigentlich schwer zu beschreibenden Protoplasmasaum. Unter den Eosinophilen sehen wir hier ganz besonders schön die Zweifärbigkeit der Granula, wir sehen auch Zellen, wo beide Arten von Körnchen nebeneinander liegen; kleine Lymphocyten sind in ziemlich grosser Menge vorhanden; einzelne grosse Zellen

tragen vollständig den Charakter grosser Lymphocyten, blaugrüner Kern, ungefärbt bleibendes oder gerade sichtbares Protoplasma. Keine Megaloblasten. In mit alkoholischem Methylenblau gefärbten Präparaten sehen wir zahlreiche Mastzellen, oft fünf bis sechs beieinander, vorwiegend sind es grössere Zellen mit relativ lichtem Kern. Die kleinen Formen mit dem dunkleren Kern, wie wir sie oft in dem Lymphknoten getroffen haben, sind hier bedeutend seltener, im kreisenden Blute fehlen sie ganz. Die Mastzellen sind zum Teil Myelocyten, zum Teil besitzen sie einen mehr oder weniger gebuchteten Kern; sehr schön ist auch hier wiederum die Entwicklung bis zu den Stammzellen zu verfolgen.

Wirbelmark und Mark aus der Tibia zeigt im wesentlichen dieselben Verhältnisse.

Mesenteriallymphknoten: Vorwiegend kleine Lymphocyten, dann aber auch die bereits oben beschriebenen grossen Lymphocyten. Wenig polymorphkernige Neutrophile, auch Eosinophile sind hier weniger zahlreich. Häufig begegnet man in Präparaten kleinen Partikelchen, die sich so wie die Erythrocyten färben, aber viel kleiner als diese sind und oft bis zur Grösse der acidophilen Granula herabsinken. Andererseits bemerkt man an Erythrocyten zahlreiche Defektbildungen, manchmal ist die Randkontur unscharf und eingebuchtet, ein andermal zeigt sich wieder mitten im Blutkörperchen eine Lücke.

In den eosinophilen Zellen fällt auf, dass die Körnchen bedeutend grössere Schwankungen in ihrer Grösse zeigen, als es bei den Zellen des Blutes und Knochenmarks in der Regel der Fall ist.

Polychromasie findet sich weder in den Erythrocyten noch in den Granula der Eosinophilen.

In den oben beschriebenen freien roten Körnchen könnten wir zweierlei erblicken; es könnte sich erstens um freie, aus zertrümmerten Eosinophilen, stammende Körnchen handeln, zweitens könnten aber auch Zerfallsprodukte roter Zellen in Betracht kommen. Ersteres scheint mir unwahrscheinlich, da alle vorhandenen eosinophilen Zellen ihre Zellform sehr gut beibehalten haben, und wir nirgends zerfallene Zellen mit weithin ausgestreuten Granulationen finden, wie wir es bei den sehr fragilen Myelocyten des Knochenmarks nicht selten sehen; hin-

gegen sieht man häufig die geschilderten Zerfallserscheinungen an den Erythrocyten, und man findet die Körnchen öfter in der Nähe solcher stark zerfallener Zellen. Mehrfach findet sich auch ein höchst interessantes Gebilde; es sind in ihrer Umgrenzung scharf erhaltene kleine Zellen, deren Protoplasma ungefärbt bleibt und nur durch starke Lichtbrechung von der Umgebung abgehoben erscheint; Grösse und Gestalt bringt diese Zellen den roten Blutkörperchen sehr nahe. Die Zellen selbst aber sind angefüllt mit solchen Körnchen wie wir sie auch als frei umherliegend kennen gelernt haben. Ich halte diese Zellen für rote Blutkörperchen, deren Protoplasma in Körnchen zerfallen ist, und glaube im Zusammenhang mit den oben beschriebenen Defektbildungen, dass auch die frei herumliegenden Körnchen zum grossen Teil denselben Ursprung haben dürften. Wenn wir uns an die früher beschriebenen kleinen Eosinophilen erinnern, deren Einkernigkeit auffiel und deren grosse Zahl es unwahrscheinlich machte, dass sie mit den im Blute auftretenden Zellen identisch seien, so gewinnt die Weidenreichsche Ansicht, dass Lymphocyten imstande seien, solche aus zerfallenen Erythrocyten stammende Körnchen aufzunehmen und sich in eosinophile Zellen umzubilden, grosse Wahrscheinlichkeit. Weidenreich hat diese Umwandlungen in Blutlymphknoten von Schafen beobachtet; dass sich ähnliche Prozesse beim Schwein auch in anderen Lymphknoten finden ist nicht zu verwundern, da gerade bei diesem Tiere Blutlymphknoten und gewöhnliche Lymphknoten so eng mit einander in Beziehung stehen, dass wir häufig nicht mit vollster Sicherheit entscheiden können, ob der Umwandlungsprozess von Hämolymphknoten in gewöhnliche Knoten schon abgelaufen ist oder nicht. Auffällig bleibt jedenfalls die grosse Zahl der Eosinophilen in denselben, sowohl Hämolymphknoten als auch den übrigen Lymphknoten des Körpers, ihre Unabhängigkeit von der Menge derselben im Blute und ihre häufige Einkernigkeit.

Ich möchte hier an einen Fall erinnern, den ich im vorigen Jahre zu beobachten Gelegenheit hatte und der mit grosser Wahrscheinlichkeit dafür spricht, dass auch beim Menschen, zumindest unter pathologischen Verhältnissen, Umwandlungen von einfachen Lymphocyten in eosinophile Zellen stattfinden. Pathologisch-anatomisch wurde der Fall als Hodginsche Krankheit in Kombination mit miliarer Tuberkulose gedeutet. Uns interessiert hier, dass aus dem gesamten Knochenmark das myeloide Gewebe verschwunden und durch lymphadenoides ersetzt war. Die Abstrichpräparate boten höchst

einfache Bilder. Lauter ungranulierte Zellen vom Typus kleiner und grösserer Lymphocyten, keine Neutrophilen (dieselben wurden ebensowenig wie Eosinophile im kreisenden Blute gefunden). Nur hie und da trug einer dieser Lymphocyten einen Saum eosinophiler Granula! Ins kreisende Blut gingen aber diese Zellen nicht über.

Meine Ansicht geht dahin, dass analog den histiogenen Mastzellen auch histiogene eosinophile Zellen entstehen, die aber ebensowenig wie die ersteren ins kreisende Blut gelangen. Die betreffenden granulierten Zellen des kreisenden Blutes stammen, und insoferne bleibt Ehrlichs Anschauung zu Recht bestehen, ausschliesslich aus dem Knochenmark, wo sie die früher geschilderte Entwicklung aus den lymphoiden Stammzellen nehmen. Für die histiogene Entwicklung grob granulierter Zellen sprechen: das häufige Auftreten im Gewebe der Lymphknoten unabhängig von der im Blute vorhandenen Menge, ihre häufige Einkernigkeit im Gegensatz zu den ausschliesslich gelapptkernigen Neutrophilen, die Zerfallserscheinungen an den Erythrocyten, aus denen offenbar den acidophilen Granulationen nahe verwandte Körnchen entstehen.

Hämolymphknoten: Beim Schweine sind rote Lymphknoten ein häufiger Befund; ich habe sie bei halbjährigen Tieren noch gefunden, am häufigsten liegen sie im prävertebralen Fette, besonders in den präsacralen Schwarten.

Bei einem Embryo von 20 cm Länge konnten makroskopisch keine roten Lymphknoten gefunden werden. Bei einem drei Monate alten Tiere, das eigens diesem Zwecke geopfert wurde, waren einzelne prävertebrale Knoten leicht rosa verfärbt, als eigentliche Hämolymphknoten konnten sie nicht aufgefasst werden. Als Hämolymphknoten sind solche anzusehen, die auf dem Querschnitte in mehr oder minder ausgebreiteten Bezirken dunkelrot erscheinen. Bei älteren Tieren i. e. von drei Monaten aufwärts finden sich häufig Drüsen, die durch ihre dunkelrote Farbe von aussen als Hämolymphknoten imponieren. Schneidet man aber einen solchen Knoten auf, so sieht man, dass nur ein ganz feiner Saum der Rinde die dunkelrote Farbe trägt, während das Innere der Drüse sich vollkommen in normales gelblich-weisses Lymphgewebe umgewandelt hat; hie und da reichen noch einzelne rote Trabekel in das Lymphgewebe hinein.

Der Untersuchung von Haemolymphdrüsen wurde deshalb eine besondere Aufmerksamkeit gewidmet, weil trotz der grossen diesbezüglichen Literatur die Ansichten über die Stellung der Haemolymphdrüsen zum Blute widersprechend sind. Eine ausführliche Zusammenstellung ist durch Helly erfolgt; am Schlusse des kritisch gesichteten Materials kommt er zu folgenden Ergebnissen: „Es gibt bei Säugetieren (und Vögeln?) rote Lymphdrüsen, welche sich von den gewöhnlichen dadurch unterscheiden, dass sie in ihren Lymphwegen mehr oder minder reichlich rote Blutkörperchen und deren Zerfallsprodukte enthalten. Solche finden sich auch in wechselnder Menge frei zwischen den Zellen des Lympgewebes.

Die roten Lymphdrüsen sind mit den gewöhnlichen durch eine ununterbrochene Reihe von Übergangsformen verbunden; dasselbe gilt von ihnen auch bezüglich des vorkommenden Mangels an zu- und abführenden Lymphgefässen. In letzteren scheinen die Venen zugleich als Ersatz der Lymphgefässe dienen zu können. In keiner von allen Formen roter Lymphdrüsen ist eine Verbindung des Blutgefässsystems mit den Sinusräumen einwandfrei nachgewiesen; manches spricht dafür, dass es daselbst sowie auch in gewöhnlichen Lymphdrüsen physiologischer Weise zu Blutungen aus den Blutgefässen, namentlich den arteriellen Kapillaren, in das umgebende Lymphgewebe kommen könne, jedoch ohne dass hierbei ständige und reguläre Verbindungswege geschaffen oder benutzt würden.

Sämtliche bisher ermittelte Tatsachen lassen Ansicht als wahrscheinlich erscheinen, dass die „roten Lymphdrüsen“ Zerstörungsstätten für die roten Blutkörperchen darstellen.“

Die Fragen, die uns hier interessieren sollen, sind folgende:

1. Unterscheiden sich Haemolymphknoten ihren zelligen Bestandteilen nach von anderen?

2. Kommt es in Haemolymphknoten zur Bildung von Blutkörperchen? (Abgesehen von Lymphocyten).

Was die letztere Frage anlangt, so geht aus der oben zitierten Arbeit hervor, dass die weitaus überwiegende Anzahl der Autoren sich dafür ausspricht, dass in Haemolymphknoten keine roten Blutkörperchen gebildet werden, sondern solche Zellen bloss dort untergehen. Nur wenige Angaben finden sich, in denen eine eventuelle Neubildung roter Blutkörperchen zugegeben wird. So beschreibt Klarkson unter den Zellen der Haemolymphknoten grosse granulierte Zellen mit oder ohne Kern, die zur Bildung roter Blutkörperchen in Beziehung stehen sollen. Auch Robertson beschreibt solche Zellen und bringt sie mit der Blutbildung in Zusammenhang. Weidenreich beobachtete in den Haemolymphknoten von Schafen Bildung eosinophiler Zellen: „Die eosinophilen Leukocyten also sind nichts anderes als sogenannte Lymphocyten, welche durch den Zerfall roter Blutkörperchen ent-

standen, feine Trümmer in ihrem Protoplasmaleib aufnehmen, wobei ihr Kern in eine polymorphe Form übergeht."

Beim Menschen wurden folgende Zellen in Haemolymphknoten gefunden: 1. gewöhnliche Lymphocyten, 2. grosse Zellen mit verschieden gestaltetem Kern, hyalinem Protoplasma und mit eosinophilen Granulationen, 3. freie rote Blutkörperchen, 4. Zerstörungsformen roter Blutkörperchen, 5. Zwischenformen zwischen roten Blutkörperchen und Pigment und 6. braunes Pigment.

Haemolymphknoten aus der Regio praesacralis des Schweines II. Triacidpräparat. Vor allem fällt uns die grosse Menge roter Blutkörperchen auf; man sieht auf den ersten Blick, dass der Zellgehalt an Erythrocyten den der Mesenterialknoten weit übertrifft. Auch die Zerfallserscheinungen an den roten Blutkörperchen sind hier viel mehr ins Auge springend. Von normalen gut erhaltenen Formen bis zu kleinen Trümmern gibt es in jedem Gesichtsfeld eine Reihe von Verbindungen. Auch schwach gefärbte Erythrocyten, die wie ausgelaugt aussehen, begegnen dem Blick. Es ist wohl über jeden Zweifel erhaben, dass wir hier eine ganz exquisite Stätte für den Untergang roter Zellen vor uns haben.

Unzweifelhaft aber sehen wir neben den Trümmern auch junge Zellen. Normoblasten, die wir vergeblich in den anderen Knoten dieses Tieres gesucht haben, treten häufig auf und neben ihnen gar nicht selten typische neutrophile Myelocyten mit breitem oder schmalem Protoplasmaleib. Wie kommen diese Jugendformen von Blutkörperchen in die Haemolymphknoten?

Im kreisenden Blute junger Schweine gehören Normoblasten in der Regel nicht zur Seltenheit, worauf Bizzozero bereits hingewiesen hat; auch ich habe wiederholt solche finden können, und es war mir gerade dieses Tier deshalb sehr wertvoll, weil trotz der gewissenhaftesten Untersuchung, weder im kreisenden Blute noch im Herzblute jemals Normoblasten aufgefunden werden konnten. Auch in den Mesenterialknoten und in der Milz wurden keine gefunden. Alles dies spricht mit grösster Wahrscheinlichkeit dafür, dass die in den Lymphknoten aufgefundenen Normoblasten in dieselbe nicht eingeschwemmt worden sind, was in noch erhöhtem Maße von den Myelocyten gilt. Würden diese Zellen eingeschwemmt worden sein, so müsste doch das eine oder das andere Mal eine von ihnen im kreisenden Blute anzutreffen sein, und man müsste auch in der Milz und in den Lymphknoten auf solche Zellen stossen. Da dies aber nicht der

Fall war — ausser vereinzelten Myelocyten in der Milz, die einen häufigen Befund bieten —, so bleibt uns nichts anderes übrig, als an eine Entstehung dieser jungen Zellen an Ort und Stelle des Befundes selbst zu denken.

Aus diesem Befunde bei einem Tiere lassen sich gewiss keine verallgemeinernden Schlüsse ziehen, aber so viel steht fest, dass unter Umständen, wo die übrigen Lymphknoten des Körpers, Blut und Knochenmark den gewöhnlichen Befund boten, sich in Haemolymphknoten germinative Partien und zwar myeloiden Gewebes vorfanden.

Methylenblaupräparate von Haemolymphknoten zeigen zahlreiche Mastzellen, hinsichtlich welcher das bereits früher Gesagte gilt; ebenso bezüglich der Eosinophilen. Ausser diesen Zellen finden sich noch zahlreiche kleine Lymphocyten und grosse Zellen teils vom typischen Bau der grossen Lymphocyten, teils Knochenmarkstammzellen, teils aber auch solche Zellen, bei denen ein bestimmtes Urteil, ob es sich um eine Zelle des einen oder des anderen Systems handelt, nicht abgegeben werden konnte.

Milz: Triacidfärbung. Zahlreiche Normocyten, keine Normoblasten. Zahlreiche polymorphkernige neutrophile und eosinophile Zellen. Auffallend viel Mastzellen, vorwiegend grosse aus dem Blute stammende Myelocyten. Im Methylenblaupräparat finden sich sonst noch die beim ersten Tier beschriebenen Formen.

In der Leber wurden zahlreiche polymorphkernige Eosinophile gefunden, die mit der dort bestehenden parasitären Invasion in Zusammenhang gebracht wurden. Bei der Obduktion des Tieres ergab sich nämlich eine Invasion der Leber mit Cysticercus tenuicollis unter wiederholter Perforation der Leberkapsel, lokaler Perihepatitis; die vordere Leberfläche durch lockere leicht zerreissliche fibrinöse Exsudate leicht an das Bauchfell angewachsen. Das ganze Mark des Tieres zeigt weniger Fettreichtum wie beim ersten Tier und ist auf grosse Partien hin intensiv gefärbt. Alle übrigen Organe des Tieres vollkommen normal.

Ob bei diesem Falle die erhöhte Leukocytenzahl auf diese Affektion der Leber zurückzuführen ist oder nicht, lässt sich mit Sicherheit nicht entscheiden. Mir scheint es unwahrscheinlich; denn erstens fanden sich, wie aus dem Folgenden hervorgeht, hohe Leukocytenzahlen bei Tieren, bei denen überhaupt nichts Pathologisches nachweisbar war, und zweitens bot die prozentuelle Zusammensetzung durchaus nicht das Bild einer entzündlichen

Leukocytose, vielmehr waren alle Zellformen wesentlich vermehrt, und ich habe durch dieses und einzelne andere Tiere den Eindruck gewonnen, als ob es sich — um mich so auszudrücken — um eine höhere Einstellung des haemotopoëtischen Systems handelte (siehe später).

Schwein III.

Weibliches Schwein, ½ Jahr alt, ungefähr 40 kg schwer. Das Blut relativ hell, im frischen Präparat keine Rollenbildung; die Zählung wurde nur einmal vorgenommen, da das Tier nachher getötet wurde; die Zusammensetzung des Blutes war folgende:

21. IV., seit fünf Stunden ohne Nahrung.

Rote Blutkörperchen	5,4 Mill.
Weisse Blutkörperchen	24,000
Polymorphkernige Neutrophile	62,5 %
Eosinophile	1,5 „
Mastzellen	5,0 „
Grosse Einkernige und Übergangsformen	1,5 „
Lymphocyten	3,0 „
Myelocyten	0,0 „

Nach genauer Durchsuchung mehrerer Präparate wurden zwei Normoblasten gefunden.

Knochenmark (Rippe), Triacidfärbung: Normocyten und Normoblasten, besonders an letzteren Polychromasie, neutrophile und eosinophile Myelocyten und polymorphkernige, kleine Lymphocyten und lymphoide Stammzellen.

Methylenblaufärbung: Zahlreiche Mastzellen, deutlicheres Hervortreten der polychromatischen Verfärbung an den Normoblasten.

Milz, Triacid: zahlreiche rote Blutkörperchen, äusserst spärliche Normoblasten, an einzelnen Normocyten auch Zerfallserscheinungen und Blutschatten. Zahlreiche polymorphkernige Neutrophile, ganz vereinzelt solche Myelocyten; ziemlich reichlich eosinophile Polymorphkernige und vereinzelte grosse und kleine Einkernige.

Methylenblau: Vereinzelte Mastzellen, ebenso wie beim Schwein I. Im übrigen dieselben einkernigen Zellen wie in der Milz der früheren Tiere.

Leber. Neben den durch Triacid schön und distinkt gefärbten Leberzellen (Protoplasma violett, fein rötlich granuliert, Kern dunkelviolett), sehen wir vielfach normal gefärbte Erythrocyten, dann zahlreiche blasse Erythrocyten und wie in

der Milz ganz spärliche, eingeschwemmte Normoblasten; dann zeigen sich zahlreiche, zumeist kleine Lymphocyten, ziemlich viele polymorphkernige neutrophile Leukocyten. Wie überall, wo wir bis jetzt adenoides Gewebe gesehen haben, finden wir auch hier wieder jene vereinzelten eigentümlichen einkernigen eosinophilen Zellen, deren Kern den Lymphocyten in allen Färbungen sehr nahe steht, und die wir als histiogene Eosinophile bezeichnet haben.

Dann können wir auch noch wenige polymorphkernige Eosinophile mit deutlichen Charakteren alter Zellen nachweisen; im ganzen aber sind die eosinophilen Zellen sehr selten und es ergibt sich diesbezüglich ein auffallender Kontrast zu den Befunden beim vorigen Tiere. Mit Methylenblau gefärbt finden sich ganz spärlich Mastzellen.

Lymphknoten. Dieses Tier wurde dazu benützt, um Lymphknoten aus den verschiedensten Bezirken des Körpers auf ihren Zellgehalt zu untersuchen und eventuellen Differenzen z. B. zwischen mediastinalen und vom Verdauungstractus ganz abseits liegenden Lymphknoten nachzugehen.

Lympkknoten aus dem omentum minus in der Nähe des Pylorus. Vorwiegend kleine und grosse Lymphocyten, wenig Erythrocyten, keine Normocyten. Eosinophile ziemlich häufig. Neutrophile ziemlich spärlich, sehr wenig Mastzellen.

Lymphknoten aus dem Mesenterim des Dünndarms. Normocyten gleich, spärlichste Normoblasten, Eosinophile etwas zahlreicher als in dem Pylorusknoten. (Überall wo nicht eigens das Gegenteil gesagt ist, finden sich hinsichtlich der einzelnen Zellen dieselben morphologischen Details wie sie bei dem ersten Tiere hervorgehoben wurden.) Mastzellen wie in den Pylorusknoten.

Lymphknoten aus dem Mesenterium des Dickdarmes (Coecum). Wenige eosinophile und neutrophile Zellen, keine Normoblasten. Mastzellen sehr spärlich. In vielen Lymphocyten sieht man die chromatische Substanz an die Pole der ins Ovale gezogenen Zelle verrückt, solche Figuren der Kernteilung wurden bereits auch früher an Zellen des adenoiden Gewebes beobachtet.

Im Darmtractus zeigen sich also numerische Unterschiede hauptsächlich bei den eosinophilen Zellen, indem diese Zellen sich häufig in den Mesenterialknoten des oberen Darmabschnittes, spärlicher im unteren Teil (coecum) nachweisen lassen.

Zungengrundknoten. Normocyten spärlich, ganz vereinzelt ein Normoblast. Eosinophile ziemlich häufig, fast so wie in den Dünndarmknoten! Dieselben ebenso wie dort häufig einkernig. Polymorphkernige Neutrophile spärlich. Mastzellen spärlich. Zahlreiche Lymphocyten.

Lymphknoten aus der Kniekehle. Eosinophile Zellen ziemlich spärlich. Normocyten nicht zahlreich. Mastzellen nur äusserst spärlich.

Haemolymphknoten aus der Sacralgegend. Normocyten in etwas grösserer Menge, nur ganz vereinzelt Normoblasten. Eosinophile ziemlich häufig. Neutrophile relativ spärlich. Ebenso Mastzellen. (Die Hämolymphknoten waren bereits stark umgewandelt.)

Wenn wir die Befunde in den einzelnen Knoten vergleichen, so finden wir keine durchgreifenden Unterschiede. In den Mesenterialknoten der oberen Darmabschnitte sehen wir Eosinophile und Mastzellen etwas gehäuft, aber auch ein fern vom Darm gelegener Knoten, sowie einer aus dem Mundboden hat zahlreiche Eosinophile aufzuweisen. Obzwar die Mastzellen bei diesem Tiere im Blute sehr gehäuft sind, finden sich in adenoiden Geweben relativ wenige.

Auf das Zusammentreffen einer hohen absoluten Leukocytenzahl und zahlreichen hämatogenen Mastzellen sei bereits an dieser Stelle hingewiesen (Schwein II. und III.).

Die am 24. März vorgenommene Sektion des Tieres ergab folgendes: Weibliches Berkeshire Ferkel, Vollblut, 6 Monate alt, ca. 40 kg schwer. Als einzigen abnormen Zustand eine auffallende Sprödigkeit der Rippen (Zuchtfolge?), sodass bei der Schlachtung drei Rippenbrüche vorkamen. Eine Rippe trug einen über haselnuss grossen Callus. Das Blut relativ hell, die Rippen und Wirbelkörper angefüllt mit rotem Mark. Die Haemolymphknoten waren bei diesem Tiere in vollster Umwandlung begriffen. Äusserlich am besten erhalten waren noch die in der Lumbalgegend, aber auch diese zeigten am Durchschnitt, dass die rote Farbe nur von einer ganz dünnen so gefärbten Rindenpartie herrührte.

Die widersprechenden Befunde in den Haemolymphknoten bei dem untersuchten Tiere veranlassten mich, eine Reihe von Haemolymphknoten zu untersuchen.

Zuerst bekam ich Material von drei gesunden ungefähr halbjährigen Tieren; sämtliche Haemolymphknoten stammten aus der Lumbalgegend. Auf dem Durchschnitt zeigen die äusserlich dunkelroten Knoten eine dünne dunkle Rindensubstanz, die eine in der Farbe gewöhnlichen Drüsen gleichende Marksubstanz umgibt. Manchmal durchsetzen von der Rinde ausgehende rote Trabekeln die gelbweisse Lymphsubstanz, manchmal gewinnt man den Eindruck, als ob die Umwandlung der roten Knoten in gewöhnliche folgendermassen vor sich ginge: In der Marksubstanz des Knotens bildet sich ein kleines lichtes Zentrum, das immer mehr und mehr an Volumen zunimmt, bis es die Rinde erreicht; von aussen sieht man dann deutlich an der gelblichen Verfärbung der roten Rinde diejenige Stelle, wo die wachsende helle Partie die Peripherie erreicht hat. Liegen dann mehrere solche voneinander getrennte Partien nebeneinander, so gewinnt man den Eindruck, als ob die ganze Drüse bereits licht wäre, und nur von der ganz dünnen roten Rinde noch unverfärbte Trabekeln in die Tiefe hinabreichen würden.

Tier I. Haemolymphknoten. Triacid und Aldehoffärbung: Deutliche Zerfallserscheinungen an den roten, ziemlich viele Eosinophile, häufig mit rundem Kern. Mastzellen nicht selten. Zahlreiche grosse und kleine Lymphocyten.

Tier II. Der Haemolymphknoten bestand aus einer dünnen roten Rinde und einer lichten, vollkommen umgewandelten Innensubstanz. Die Rinde wurde sorgfältig abgetrennt und gesondert untersucht. Rinde: Überaus zahlreiche Normocyten, keine Normoblasten, die wenigen Eosinophilen vorwiegend einkernig. Wenige polymorphkernige Neutrophile, keine neutrophilen Myelocyten, äusserst spärliche Mastzellen; kleine und grosse Lymphocyten. Mark: Die Zahl der roten Blutkörperchen bedeutend geringer, Mastzellen äusserst selten; hier sowie auch in früheren Knoten sind bereits vereinzelt grosse Zellen aufgefallen, die kleinzellige Einschlüsse enthalten.

Tier III. Abstrich von der ganzen Schnittfläche. Auch hier wieder in allen Präparaten dieselben Befunde. Zahlreiche Normocyten. Keine Normoblasten oder Myelocyten.

Tier IV. Die Haemolymphknoten eines dreimonatlichen Tieres boten dasselbe, wie bei den halbjährigen Tieren.

Hierauf wurden Haemolymphknoten aus dem vor der Brustaorta befindlichen Fett untersucht. Halbjährige junge Tiere (V, VI).

Tier V. Der Haemolymphknoten stark rot durchsetzt. Als einzig auffallender Befund eine Anhäufung von Mastzellen, meist grösseren Exemplaren mit reichlichen Granulationen. Normoblasten ganz vereinzelt.

Tier VI. Zahlreiche Lymphocyten, rote Blutkörperchen, Mastzellen und Eosinophile. Vereinzelte Normoblasten und typische neutrophile Myelocyten. Ein demselben Tiere entstammender gewöhnlicher Lymphknoten zeigt nur äusserst spärliche Normoblasten, keine Myelocyten. Mastzellen ebenfalls zahlreich, Eosinophile etwas spärlicher.

Tier VII. Bei einem vier Monate alten Tier wurden aus der Lumbalgegend je ein stark umgewandelter und ein Knoten von der Färbung gewöhnlicher Knoten untersucht. Beide boten das gleiche Bild. Normocyten in ziemlicher Menge, häufig Zerfallserscheinungen. Zahlreiche grosse und kleine Lymphocyten, Eosinophile ziemlich reichlich, ebenso Mastzellen. Spärliche polymorphkernige Neutrophile, vereinzelte Normoblasten.

Tier VIII. Der nächste Haemolymphknoten entstammte einem sieben Monate alten Tier und war an dem einen Ende noch vollkommen rot, in den übrigen Partien ($^3/_4$ des Knotens) bereits ganz umgewandelt, was auch äusserlich zu erkennen war. Die rote Partie gegen die weissliche scharf abgegrenzt.

Die rote Partie hat folgende Zellformen: Überaus zahlreiche Normocyten. Vereinzelte Normoblasten, einmal ein typischer Myelocyt. In der weisslichen Partie auffallend wenige rote Blutkörperchen, äusserst wenig Normoblasten, kein Myelocyt. Eosinophile und Mastzellen gleich.

Tier IX. Haemolymphknoten aus der Lumbalgegend eines sieben Monate alten Tieres. Auch hier wieder hochgradige Umwandlung, im Zellbefunde nichts Auffallendes.

Tier X. Haemolymphknoten aus der Lumbalgegend von zwei elf Wochen alten Tieren (X, XI); der des ersten Tieres ist noch fast ganz rot und weist nur einzelne weissliche Knötchen auf (Umwandlung also auch hier bereits bemerkbar). Zahlreiche

Normocyten, Lymphocyten. Normoblasten äusserst spärlich; keine Myelocyten. Mastzellen, Eosinophile, Neutrophile nicht allzu häufig.

Tier XI. Der Knoten des zweiten Tieres bot ebenfalls nichts besonderes.

Schwein IV.

Das Tier war vier Wochen alt, gut fressend; es wurde einige Tage beobachtet, dann die Untersuchung unterbrochen und nach drei Monaten wieder fortgesetzt. Als das Tier zur Obduktion gelangte, war es vier Monate alt.

Die morphologische Zusammensetzung des Blutes geht aus folgender Tabelle hervor.

Datum	Absolute Leukocytenzahl in cm^3	Davon in Prozentzahlen:					Absolute Zahl der Erythrocyten in cm^3	Normoblasten	Myelocyten
		Polynucleäre Neutrophile	Eosinophile	Mastzellen	Lymphocyten	Grosse Zellen Ehrlichs im Uebergangsformat			
12. VII.	31,000	59	2	4	33	2	—	—	—
15. VII.	36,000	49	1,9	3	44	2,1	—	—	—
18. VII.	35,000	51	4,5	3	40	1,5	6,200	—	—
19. VII.	34,000	57	2	5	36	2,5	5,900	1	—
18. X.	23,000	47	2	3	47	1	6,000	1	—
20. X.	24,000	45	7	spärlich	38	5,5	6,400	—	—
21. XI.	21,000	41	3	spärlich	51,5	4	—	—	—
23. XI.	21,000	—	—	—	—	—	—	—	—

Die Erythrocyten von der früher bereits beschriebenen Grösse, äusserst wenig Normoblasten. Keine Polychromasie, keine Geldrollenbildung, hier ebensowenig wie früher basophile Körnung in den Erythrocyten zu beobachten.

Die polymorphkernigen Neutrophilen sind in der fünften und sechsten Lebenswoche relativ und absolut in grösserer Menge vorhanden als im dritten und vierten Lebensmonat. Die Zahl der eosinophilen Zellen schwankt beträchtlich und erreicht einmal einen Wert von 7 %.

Sehr schön sieht man hier, wie die Mastzellen zur Zeit der hohen Leukocytenzahlen reichlich sind und dann beim Herabgehen der Werte sinken.

Im zweiten Lebensmonat ergeben sich folgende Durchschnittswerte:

rote Blutkörperchen	6,0 Mill.
weisse Blutkörperchen	34,000
polymorphkernige Neutrophile	54%
Eosinophile	2,6%
Mastzellen	3,1%
Lymphocyten	3,8%
grosse Zelle	2
Myelocyten	0

Die Unterscheidung der in Betracht kommenden Organe ergab folgendes:

Rippe, Triacid: Normocyten, Normoblasten mit vorwiegend einem, aber auch zwei und mehreren Kernen. Keine Megaloblasten. Polychromasie. Neutrophile Myelocyten und polymorphkernige Leukocyten bilden die Hauptmenge der Zellen. Alle übrigen Zellen gleichfalls den früher beschriebenen entsprechend.

Im Brustbein und Wirbelmark dieselben Verhältnisse; hier sowie im Rippenmark fällt der geringe Gehalt an Mastzellen auf, Befunde, die sich mit dem spärlichen Auftreten dieser Zellen im kreisenden Blute decken.

Leber: Zahlreiche Normocyten, Lymphocyten, wenige polymorphkernige Neutrophile, sehr vereinzelte Mastzellen und Eosinophile. Interessant ist der Gehalt der Leber an Eosinophilen. Hier bei der vollkommen gesunden Leber sind sie nur sehr spärlich, in der mit dem chronischen Prozess behafteten schon beträchtlich mehr, während die mit der akuten Invasion von diesen Zellen förmlich strotzt.

Milz. Vorwiegend kleine Lymphocyten, dann grössere Formen und zahlreiche bereits früher beschriebene Einkernige der Milz mit breitem meist schwach basophilem homogenem Protoplasmaleib. Myelocyten konnten nicht gefunden werden. Neutrophile mit meist stark gelapptem Kern, Eosinophile gelappt oder einkernig, Mastzellen sehr spärlich.

Haemolymphknoten aus dem Thorax (Bereich der Aorta): Die Befunde in den Haemolymphknoten dieses Tieres decken sich mit den interessanten Befunden bei Tier II. Wir

sehen nämlich wiederum häufig Normoblasten, zum Teil einkernige, zum Teil mit schönen Kernteilungsfiguren wie im Knochenmark, daneben schöne typische neutrophile Myelocyten mit breitem, teils dicht, teils spärlich granuliertem Protoplasmasaum.

Oft sieht man neben Normoblasten, also typischen jungen Zellen, degenerierte, zum Teil zerfallene, schwach gefärbte Normocyten, die manchmal durch Quellung eine ganz enorme Grösse erreichen, neben Myelocyten alte neutrophile Zellen mit stark gelapptem, dunklem Kern, — kurz nebeneinander Erscheinungen vom Werden und Zugrundegehen roter und weisser Blutzellen.

Für uns aber ist es von Bedeutung, dass wir wiederum einen Haemolymphknoten sehen, in dem zweifellose Neubildung roter und granulierter weisser Zellen stattfindet, und zwar durchaus nicht, wie es von einzelnen Autoren beschrieben wurde (siehe früher), aus irgend welchen nicht gut erklärlichen Zellformen, sondern nach demselben gut bekannten Bildungsmodus wie im Knochenmark; dabei haben wir hier ein älteres Tier vor uns, dessen Haemolymphknoten auch bereits von weisslichen Partien durchsetzt waren. Mastzellen sind spärlich.

Fassen wir die bei allen Haemolymphknoten gemachten Erfahrungen zusammen, so ergibt sich folgendes: Beim Schweine finden sich während der ersten Lebensmonate häufig Lymphknoten, die durch ihre rote Färbung schon makroskopisch von den gewöhnlichen Lymphknoten sich unterscheiden. Bei unseren Versuchstieren fanden sie sich in jedem Lebensmonat bis zu sieben Monaten deutlich ausgeprägt; doch zeigten sich bei den meisten dieser Knoten bereits deutliche Zeichen der Umwandlung in ungefärbte gewöhnliche Lymphknoten. Bei zwei Embryonen von 20 cm Länge wurden keine Haemolymphknoten gefunden, ebensowenig bei einem sechs Wochen alten Tier. Bei einem drei Wochen alten Tier zeigten sich an den gewöhnlichen Fundorten Knoten, die leicht rosa gefärbt waren und möglicherweise frühe Entwicklungsstadien von Haemolymphknoten vorstellten. Die grösste Menge derselben ist in dem Fett vor der Wirbelsäule gelagert, in kleinen Paketen finden sie sich häufig beiderseits vor der Symphysis sacroiliaca. In solchen Paketen findet man häufig Knoten beisammen, die verschiedenen Stadien der Entwicklung angehören. Neben fast ganz dunkel-

roten sieht man Übergänge bis zu solchen, die zwar äusserlich noch dunkelrot erscheinen, am Querschnitt aber bis auf eine ganz dünne Rindenschicht in lichte umgewandelt sind. Die Umwandlung geht häufig so vor sich, dass sich kleine weissliche Knötchen in dem Knoten bilden, die immer mehr wachsen und schliesslich ganz miteinander konfluieren. Am spätesten ergreift die Umwandlung die Rindensubstanz. Manchmal eilt eine Partie der andern in der Umwandlung voraus und wir sehen dann z. B. eine Hälfte mit der Kapsel weisslich gelb, während die andere Hälfte dunkelrot gefärbt erscheint. Die Haemolymphknoten sind von wechselnder Grösse, häufig klein bohnengross, bei halbjährigen vollkommen gesunden Tieren manchmal bis über haselnussgross; die grösseren Knoten zeigen meist weiter vorgeschrittene Umwandlungsstadien als die kleineren. Was den Zellgehalt anbelangt, so finden wir in der grösseren Mehrzahl der Fälle im Vergleich zu gewöhnlichen Lymphknoten nur quantitative Unterschiede, die vorwiegend in der grösseren Zahl roter Blutkörperchen und erhöhten Zerfallserscheinungen an denselben bestehen. Derartige Knoten scheinen tatsächlich nur Stätten des Unterganges für rote Blutkörperchen zu bilden. Hinsichtlich der weissen Blutkörperchen finden wir in solchen im Vergleich mit den gewöhnlichen keinen Unterschied; wir sehen neben Lymphocyten alte neutrophile Eosinophile und Mastzellen. Von den beiden letzten finden wir auch einkernige, die wir mit als in der Drüse selbst entstanden, als „histiogen“ bezeichnet haben.

Nur selten, dann aber zweifellos finden sich an Tieren, die sonst einen vollkommen normalen hämatopoetischen Apparat besitzen, in Haemolymphknoten Keimzentren roter und granulierter weisser Blutzellen, bestehend aus Normoblasten und Myelocyten. Aus diesem Grunde können wir den Satz „Haemolymphknoten dienen ausschliesslich dem Untergange von Blutzellen“ in seiner Allgemeinheit nicht gelten lassen.

Bei dem durch Gehirnschuss getöteten Schweine ergab die sofort vorgenommene Sektion einen vollkommen normalen Befund. Das Mark aller spongiösen Knochen tief rot, die Röhrenknochen vorwiegend Fettmark enthaltend, die Mesentialknoten kaum erbsengross. Leider wurde es bei diesem Tiere unterlassen, mehrere Knoten zu untersuchen.

Wir können hier ebensowenig wie beim zweiten Schweine meines Erachtens nach aus der erhöhten Leukocytenzahl auf eine Bluterkrankung schliessen.

Auch ein eventueller Zusammenhang zwischen den Befunden in den Haemolymphknoten und der hohen Leukocytenzahl verliert durch die Verhältnisse bei Tier Nr. III an Bedeutung, doch muss jedenfalls auf dieses Zusammentreffen hingewiesen werden.

Haben wir bis jetzt lauter Tiere besprochen, deren hohe Erythrocytenzahlen im Zusammenhange mit dem Auftreten nur ganz spärlicher Normoblasten dafür bürgten, dass wir es mit blutgesunden Tieren zu tun hatten, so sollen die folgenden Tiere als Beispiele für solche angeführt werden, deren Blut deutliche Zeichen von Veränderungen schweren Grades aufwies; es handelt sich vorwiegend um anämische Tiere mit mehr oder weniger herabgesetzter Erythrocytenzahl und häufigem Auftreten von Normoblasten im kreisenden Blute.

Schwein V.

Vier Wochen alt, 2,45 kg schwer, gut fressend. Die Zusammensetzung des Blutes war folgende:

Datum	Absolute Leukocytenzahl in ccm	Davon in Prozentzahlen:					Absolute Eryklocytenzahl	Normoblasten	Myelocyten
		Polymorphkernige Neutr.	Eosinophile	Mastzellen	Lymphocyten	Grosse Einkernige und Uebergangsformen			
22. I.	15,000	45	sehr spärlich	sehr spärlich	51	4	3,5 Mil.	zahlreich	—
1. II.	15,500	44	„	„	51,5	4,5	2,9	„	—
5. II.	12,000	44	„	„	52,5	3,2	2,85	„	—
10. II.	15,000	51	„	„	45	4	3,0	„	—
13. II.	16,500	60	„	„	37	3	2,9	„	—
14. II.	16,500	58	„	„	36	6	—	„	—

Fassen wir die Befunde zusammen, so ergibt sich, dass die Zahl der roten Blutkörperchen wesentlich vermindert ist und auch die Zahl der weissen verhältnismässig niedrige Werte aufweist. Die Zahl bleibt gleich niedrig, obgleich während der Beobachtungszeit das Tier um 5 kg zunimmt.

Unter den Erythrocyten sehen wir noch weitere Schwankungen in der Grösse als es früher beobachtet wurde. Neben ganz kleinen Zellen, Mikrocyten, sehen wir ausgesprochene Myelocyten. Zahlreiche Normoblasten, fast in jedem zweiten Gesichtsfeld einer, verleihen dem Blutbild einen noch mehr veränderten Charakter. Die Normoblasten sind von gewöhnlicher Grösse, vorwiegend orthochromatisch gefärbt; selten finden sich Mikroblasten, Megaloblasten niemals. In der Färbbarkeit zeigen sich ebenfalls Unterschiede, indem einzelne Blutkörperchen sich weniger gut färben als andere; die grossen Formen sind zumeist gut gefärbt. Eosinophile und Mastzellen sind auf so geringe Werte reduziert, dass man oft hunderte von weissen Zellen das Gesichtsfeld passieren lassen muss, ehe man auf eine von ihnen stösst.

Bei diesem Tiere wurde auch der Einfluss studiert, den eine einmalige Mahlzeit auf die Zusammensetzung des Blutes ausübt.

Versuch I. Am 23. I. wurde das bisher regelmässig dreimal täglich gefütterte Tier um halb sieben Uhr früh mit Kuhmilch und Brot reichlich gefüttert und fastete dann vollständig bis halb fünf Uhr nachmittags (10 Stunden). Das Blut bot nach dieser Zeit folgende Zusammensetzung:

Zeit	Absolute Leukocytenzahl	Davon in Prozentzahlen:					Absol. Erythrocytenzahl	Normoblasten
		Polymorph. Neutrophile	Eosinophile	Mastzellen	Lymphocyten	Grosse Einkernige		
1/2 5h	16,000	41	spärlich	spärlich	53	6	—	reichlich
Hierauf reichliche Fütterung mit Milch und Brot.								
1/2 7h	13,000	58	spärlich	spärlich	39	3	—	reichlich

Wir sehen hier zwar eine Verminderung der absoluten Werte eintreten, können aber trotzdem eine „neutrophile Leukocytose“ konstatieren, sodass wir auch hier von einer Verdauungsleukocytose sprechen müssen (relative Verdauungsleukocytose).

Versuch II. Dasselbe Tier wird am Abend des 24. reichlich gefüttert. Hierauf Enthaltung jeglicher Nahrung durch 15 Stunden.

Zeit	Absolute Leukocytenzahl	Polymorphe Neutrophile	Eosinophile	Mastzellen	Lymphocyten	Grosse Einkernige	Normoblasten	Myelocyten
10 h	14,000	45	spärlich	spärlich	50,5	4,5	reichlich	—

Hierauf reichliche Fütterung mit Fleischsuppe, Wurst und Brot.

Zeit	Absolute Leuko-cytenzahl	Poly-morph. Neutro-phile	Eosino-phile	Mast-zellen	Lympho-cyten	Grosse Einkernige u. Ueberg.	Normo-blasten
1 h	14,400	52	spärlich	spärlich	44	4	reichlich
3 h	15,800	60	"	"	37	3	"

Auch hier sehen wir wiederum ein ähnliches Verhalten. Nach einer auf mehrstündiges Fasten erfolgten reichlichen Fütterung mit einer vorwiegend aus Kohlehydraten bestehenden Kost kommt es zu gar keiner oder einer unwesentlichen Steigerung der absoluten Leukocytenzahl, hingegen zu einer starken Verschiebung der procentuellen Verteilung der Zellen und zwar zugunsten der Neutrophilen (relative Verdauungsleukocytose).

Wir sehen aus diesen Versuchen, wie angezeigt es war, von vornherein eine regelmässige Fütterung einzuführen. Meine ursprüngliche Absicht, bei diesen omnivoren Tieren eine getrennte Bestimmung nach Kohlehydrat- und Eiweissnahrung vorzunehmen, scheiterte bei den Ferkeln daran, dass sie bei gemischter Kost stets die Kohlehydrate aussuchten, bei reiner Fleischkost aber nur sehr wenig frassen.

Die Untersuchung von Rippen- und Wirbelmark ergab gegenüber den gesunden Tieren nur quantitative Unterschiede. Normoblasten waren in bedeutend grösserer Menge vorhanden, und auch die Zahl der Mehrkernigen war bedeutend grösser. Neutrophile wie gewöhnlich, die Eosinophilen sind sichtlich vermindert, ganz auffallend ist aber der geringe Gehalt des Knochenmarks an Mastzellen, Befunde, die uns die im kreisenden Blute konstatierten Verhältnisse verständlich erscheinen lassen.

Die Milz ist über und über voll mit kernhaltigen roten Blutkörperchen, darunter fast alle so wie im kreisenden Blute einkernig; es dürfte sich wohl nur um eingeschwemmte Zellen handeln.

Eosinophile Zellen sind sehr spärlich, Mastzellen häufiger wie im Knochenmark. Neutrophile spärlich, neutrophile Myelocyten wurden nur vereinzelt gefunden, sonst noch grosse und kleine Lymphocyten und die einkernigen Ungranulierten der Milz.

Mesenteriallymphknoten. Auch hier zahlreiche Normoblasten. Mastzellen nicht gar zu selten, Eosinophile spärlich. Keine Myelocyten. Grosse und kleine Lymphocyten. (Haemolymphknoten wurden nicht untersucht.)

Es unterscheiden sich somit auch die haematopoëtischen Organe dieses Tieres wesentlich vom normalen Tier durch den reichlichen Normoblastengehalt. Wir haben schon früher darauf hingewiesen, dass zwischen Knochenmarksnormoblasten einerseits, Blutlymphknoten und Milznormoblasten andererseits, insofern ein Unterschied besteht, als im Knochenmark häufig Zellen in Kernteilung anzutreffen sind, während die Normoblasten des Blutes der Milz und Lymphknoten meist nur einen Kern führen; es ist also höchstwahrscheinlich, dass die ausserhalb des Knochenmarks angetroffenen Normoblasten ebenfalls dem Knochenmark entstammen und von dort durch das Blut in die übrigen Gewebe eingeschwemmt wurden.

Myelocyten sind in der Milz kein seltener Befund, auch in der menschlichen Milz werden dieselben von einzelnen Autoren (Sternberg) als normale Bestandteile des Milzgewebes angesehen.

Auffallend ist ferner der Gehalt an Eosinophilen und Mastzellen, welch letztere sich noch relativ am häufigsten in der Milz und den Lymphknoten finden. Auch in diesem Umstande sehe ich wieder eine Bestätigung meiner früher ausgesprochenen Ansicht, dass viele dieser Zellen an Ort und Stelle des Befundes entstehen und weder aus dem Blute stammen noch in dasselbe übergehen; zwischen Knochenmark und dem kreisenden Blut sehen wir daher häufig hinsichtlich des Zellgehaltes eine Übereinstimmung, die zwischen Blut einerseits, Milz und Lymphdrüsen andererseits ebenso häufig fehlt.

Es sei noch hervorgehoben, dass das Tier trotz seiner schweren Anämie prächtig gedieh und in kurzer Zeit 8 kg Körpergewicht erreichte, ohne dass im Blutbilde eine Änderung zu konstatieren gewesen wäre. Das Tier wurde durch Chloroformnarkose getötet. Das Knochenmark durchwegs schon rot gefärbt, Milz blutreich nicht vergrössert, auch alle übrigen Organe vollkommen normal.

Wie gross die Schwankungen sind, die auch bei nicht anämischen Tieren im Zellgehalt des Blutes erzielt werden können, geht aus folgenden Versuchen hervor:

Schwein VI.

3 Wochen alt, 2,72 kg schwer, sehr gut fressend.

Bei regelmässig dreimal täglich erfolgender Fütterung (7, 12, 4 Uhr) um 3/412 Uhr folgende Zusammensetzung des Blutes:

Datum	Absolute Leukocytenzahl	Polymorphkernige Neutrophile	Eosinophile	Mastzellen	Lymphocyten	Grosse Einkernige und Uebergangsf.	Erythrocyten	Normoblasten	Myelocyten
24. I.	10,000	32	spärlich	spärlich	65	5	4,6	sehr spärlich	—

Nach 30 stündigem Fasten folgende Befunde:

Datum	Absolute Leukocytenzahl	Polymorphkernige Neutrophile	Eosinophile	Mastzellen	Lymphocyten	Grosse Einkernige und Uebergangsf.	Erythrocyten	Normoblasten	Myelocyten
25.I.1/211h	12,000	42	spärlich	spärlich	56	3	4,8	sehr spärlich	—

Hierauf Verfütterung von Suppe mit Kartoffeln und Fleisch (Fleisch wird wenig gefressen):

Datum	Absolute Leukocytenzahl	Polymorphkernige Neutrophile	Eosinophile	Mastzellen	Lymphocyten	Grosse Einkernige und Uebergangsf.	Erythrocyten	Normoblasten	Myelocyten
1 h	13,500	39	spärlich	spärlich	58	4	4,9	sehr spärlich	—
3 h	13,300	61	1	1	24	4	4,6	„	—
6 h	11,000	48	spärlich	spärlich	50	2	—	„	—

Wir haben hier ein Tier vor uns, das durch eine etwas herabgesetzte Erythrocytenzahl, sehr spärliche Normoblasten eine weit geringere Stufe jener Blutanomalie aufwies, wie wir sie beim vorigen Tier beobachtet haben.

Die Normoblasten vorwiegend klein und orthochromatisch gefärbt. Die Erythrocyten geringere Grössenschwankungen aufweisend wie beim vorigen Tier. Mastzellen und Eosinophile sind wiederum spärlich. Die Verteilung der Blutkörperchen zeigt hohe Werte für Lymphocyten. Im Verlauf der Untersuchungen ist schon wiederholt darauf hingewiesen worden, dass häufig ein Zusammenhang zwischen dem Auftreten von Mastzellen im kreisenden Blute und dem sonstigen Blutbild insofern besteht, als bei hoher absoluter Leukocytenzahl und hohen Werten für rote Blutkörperchen (wenig oder gar keine Normoblasten) in der Regel viele Mastzellen vorhanden sind, und umgekehrt bei Tieren mit wenig Leukocyten, Erythrocyten und reichlichen Normoblasten nur spärliche Mastzellen im kreisenden Blute nachzuweisen sind.

Aus den Fütterungsversuchen geht hervor, dass nach vorwiegend kohlehydrathaltiger Nahrung (und vorhergegangenem 30 stündigem Hungern) nach zwei Stunden bereits ein Ansteigen

der Neutrophilen erfolgt, die nach vier Stunden so hohe Werte erreichen, dass das ganze Verhältnis zwischen Neutrophilen und Lymphocyten verkehrt erscheint. Nach abermals drei Stunden sehen wir erst eine Tendenz, die normalen Zustände wieder zu erreichen.

Schwein VII.

Gutgenährtes, 3 Wochen altes weibliches Ferkel. Erste Zählung nach fünf Stunden Fasten.

Datum	Absolute Leukocytenzahl	Polymorphkernige Neutrophile	Eosinophile	Mastzellen	Grosse Einkernige und Uebergangl.	Erythrocyten	Normoblasten	Myelocyten
13. IV.	11,600	45	spärlich	sehr spärlich	15	4,2 Mil.	sehr zahlreich	—

Im Mark der Rippe, des Wirbels und der Tibiaepiphyse fällt uns die überaus hohe Zahl der Normoblasten und das häufige Auftreten von mehrkernigen Formen auf. Mastzellen im Knochenmark sehr spärlich auch Eosinophile auffallend vermindert. Megaloblasten sind auch in diesem Mark nicht zu finden, obzwar die Erythrocytenbildung eine ganz enorme zu sein scheint (in manchem Gesichtsfeld bei homogener Immersion bis 80 Normoblasten).

In der Milz sind Eosinophile sehr spärlich, Mastzellen häufiger als im Knochenmark, Normoblasten ziemlich zahlreich, keine Myelocyten. Kleine und grosse Lymphocyten, Einkernige der Milz.

Mesenterialknoten aus dem Dünndarmmesenterium. Wenige Normocyten und Normoblasten. Ziemlich viel einkernige Eosinophile (vergl. Blut), Mastzellen etwas häufiger als im Knochenmark. Grosse und kleine Lymphocyten, an letzteren häufig Kernteilungsfiguren. Keine Myelocyten.

Haemolymphknoten. Dieses Tier wurde eigens zum Studium der Haemolymphknoten angeschafft; nachdem es sich gezeigt hatte, dass bei 2 und 3 Monate alten Tieren sich die Haemolymphknoten bereits in vollster Umwandlung befanden, dagegen bei 20 cm langen Embryonen überhaupt keine vorhanden waren, erwarteten wir bei einem ungefähr 3 Wochen alten Tier diese Knoten in vollster Ausbildung anzutreffen. Bei der Sektion fanden wir uns aber in unseren Erwartungen getäuscht; an den

typischen Fundorten fanden sich Knoten, die normal gefärbt waren. Längs der Brustaorta hatten die Knoten eine ganz leichte Rosafärbung, möglicherweise handelte es sich um frühe Entwicklungsstadien der Haemolymphknoten. Den anderen Lymphknoten gegenüber zeigten sie einen grösseren Gehalt an Normocyten und Eosinophilen. Besonders hoch war aber die Zahl der Mastzellen, die weitaus die in den gewöhnlichen Knoten übertraf. Vereinzelte typische neutrophile Myelocyten. An den Normocyten hochgradige Zerfallserscheinungen. Neutrophile spärlich. Eosinophile und Mastzellen vielfach einkernig, Normoblasten ziemlich reichlich.

In der Leber wie auch in der Milz reichlich Normoblasten, spärliche Eosinophile, Neutrophile und Mastzellen.

Fassen wir die Befunde zusammen, so haben wir hier wieder ein anämisches Ferkel vor uns, dessen Anämie durch zahlreiche Normoblasten im kreisenden Blute und Verminderung der absoluten Erythrocytenzahl charakterisiert erscheint.

Wir machen hier abermals die Erfahrung, dass bei einem solchen Tiere die absolute Leukocytenzahl relativ niedrig ist und dass ausserdem noch absolut und relativ die Werte für Eosinophile und Mastzellen gering sind. Dass auch der Haemoglobingehalt herabgesetzt gewesen sein wird, ist wohl nicht zu bezweifeln.

Dem Normoblastengehalt der Haemolymphknoten konnte hier begreiflicherweise keine Bedeutung zugemessen werden, um so mehr aber den, wenn auch vereinzelten Myelocyten.

Die Befunde im Knochenmark zeigen eine schöne Übereinstimmung mit den Befunden im kreisenden Blute. Überaus zahlreiche Normoblasten, relativ wenig Eosinophile und äusserst wenig Mastzellen; Eosinophile, Mastzellen in den Lymphknoten, besonders in den Haemolymphknoten, zeigen auch hier ihre Unabhängigkeit vom Blute, woraus früher bereits mit Berücksichtigung anderer Umstände auf ihre histiogene Natur geschlossen wurde.

Schwein VIII.

Dieses Tier war sehr gut genährt, 4 Wochen alt, $4^1/_2$ kg schwer, sehr gut fressend; an diesem Tier wurden die Veränderungen im Blute beobachtet, die nach einer starken Blutung sich einstellten.

Datum	Absolute Leuko-cyten-zahl in cmm	Poly-morph-kernige Neutro-phile	Eosino-phile	Mast-zellen	Lym-pho-cyten	Grosse Einkernige und Uebergangs-formen	Normo-cyten	Normo-blasten	Myelo-cyten
9. XII.	24,000	62	2	spärlich	33	3	6,4	—	—
12. XII.	28,000	61	6	„	31	2	6,4	äusserst spärlich	—
18. XII.	28,000	72	2	„	24	2	5,9	—	—

Bei der Blutentnahme am 18. kam es durch Verletzung einer grösseren Ohrvene zu einer starken Blutung (ca. 30 cm^3), worauf das Blutbild am 19. folgende ganz auffällige Veränderungen aufwies:

Absolute Leuko-cytenzahl	Neutro-phile	Eosino-phile	Mast-zellen	Lympho-cyten	Grosse Einkernige	Erythro-cyten	Normo-blasten
40,000	88	spärlich	spärlich	12	0,5	5,8 Mil.	ziemlich viel

Nach einmaliger stärkerer Blutung kommt es zu einem gewaltigen Anstieg der neutrophilen Zellen und einer scheinbaren Verminderung der Lymphocyten. Mastzellen sind spärlich. Die Normocyten zeigen nach der Blutentziehung noch beträchtlichere Grössenschwankungen als früher, auch ist ihre Färbbarkeit verschieden. Geldrollenbildung fehlt konstant. Sowohl die Fütterungsversuche, als auch die gewaltige posthämorrhagische Blutveränderung, dann zum Schlusse der Arbeit angeführte Versuche zeigen, wie äusserst leicht beim jungen Schweine die zellige Zusammensetzung des Blutes Änderungen ausgesetzt ist.

Rippe und Radius. Zahlreiche Normoblasten, vorwiegend orthochromatische Erythrocyten, keine Megaloblasten. Mastzellen spärlich. Das Mark ist vorwiegend ausgefüllt mit neutrophilen Einkernigen und Polymorphkernigen, Lymphocyten und grossen ungranulierten Formen (Stammzellen).

Milz. Zahlreiche Normocyten, vereinzelte Normoblasten, spärliche neutrophile Myelocyten und Polymorphkernige, spärliche Eosinophile, dieselben häufig einkernig. Grosse, kleine Lymphocyten, Stammzellen, Einkernige der Milz. Spärliche Mastzellen. In der Leber spärlich Eosinophile (Lymphknoten gelangten leider nicht zur Untersuchung).

Schwein IX.

Ein weiteres Ferkel, das nicht zur Sektion gelangte, führte zahlreiche Normoblasten im Blute, ohne dass die Zahl der Erythrocyten wesentlich vermindert gewesen wäre. Die Grössenschwankungen der Erythrocyten waren ganz enorme. Interessant ist wieder die auffallend geringe Zahl der Mastzellen bei relativ tiefer Leukocytenzahl.

Datum	Absolute Leukocytenzahl in cm³	Polymorphkernige Neutrophile	Eosinophile	Mastzellen	Lymphocyten	Grosse Einkernige und Uebergangsformen	Erythrocyten	Normoblasten	Myelocyten
10. XII.	14,000	51	1,5	sehr spärlich	43	4	5,2 Mil.	zahlreich	—
16. XII.	13,500	49	spärlich	„	48	3	5,3	„	—

Schwein X, XI.

Zwei weitere Ferkel, die ebenfalls nicht obduziert wurden, zeigten hohe Werte für Leukocytenzahlen und Mastzellen. Beide gehörten demselben Wurfe an, waren ungefähr gleich schwer und ca. vier Wochen alt.

Sehr interessant ist, dass beide Tiere, als sie eingebracht wurden, ziemlich niedrige Werte für Leukocyten aufwiesen, die aber bei beiden, wohl unter dem Einflusse der geänderten Ernährung, schnell in die Höhe gingen. Beim ersten Tiere, das lange Zeit hindurch beobachtet wurde, gingen die Zahlen wieder allmählich zurück. Bei beiden Tieren fanden sich vereinzelte Normoblasten im Blute, niemals Myelocyten. Die Erythrocyten zeigten verhältnismässig geringe Grössenschwankungen. Eosinophile und Mastzellen waren sehr zahlreich; obzwar beide Tiere demselben Wurfe entstammen, sehr gut frassen, so führten sie doch konstant verschieden gefärbtes Blut. Das Blut des ersten Tieres war stets hellrot gefärbt, das des zweiten tief dunkelrot. Die Temperaturen wurden stets gemessen und schwankten um 39°, was sich für Ferkel durch zahlreiche Messungen als physiologisch erwies. Die unter strengsten Kautelen ausgeführten Versuche auf Geldrollenbildung fielen stets negativ aus, selbst dann, wenn mit verschieden temperierten Deckgläschen gearbeitet wurde.

Schwein X.

Datum	Absolute Leukocytenzahl	Polymorphkernige Neutrophile	Eosinophile	Mastzellen	Lymphocyten	Grosse Einkernige und Uebergangsformen	Erythrocyten	Normoblasten	Myelocyten
25. XI.	16,000	52	2	3,5	39	3,5	6,7 Mil.	sehr spärlich	—
30. XI.	22,000	50	6,5	4	37,5	2	6,6	—	—
1. XII.	36,000	53	6,6	4	34	3	6,6	—	—
2. XII.	31,000	56	3,9	3	36,6	0,5	6,4	—	—
13. I.	25,000	—	—	—	—	—	—	—	—
20. I.	24,000	52	6	3	36	3	—	sehr spärlich	—
27. I.	23,000	50	4,5	2	58	1,5	6,4	—	—

Schwein XI.

Datum	Absolute Leukocytenzahl	Polymorphkernige Neutrophile	Eosinophile	Mastzellen	Lymphocyten	Grosse Einkernige und Uebergangsformen	Erythrocyten	Normoblasten	Myelocyten
30. XI.	18,000	55,4	7	1,7	41,9	2	6,4	—	—
1. XII.	32,000	62	3,4	4	40,6	spärlich	6,0	—	—
3. XII.	32,300	52,5	4	2	41,5	1,5	6,3	—	—
6. XII.	32,000	—	—	—	—	—	6,4	—	—

Zum Schlusse möchte ich noch hier in Kürze über Versuche berichten, von denen in anderem Zusammenhange ausführlich die Rede sein wird. Ich möchte sie nur an dieser Stelle nicht unerwähnt lassen, weil gerade diese Experimente einen neuen Beweispunkt für die Labilität der zelligen Zusammensetzung des Ferkelblutes erbringen, die wir schon durch Fütterung und Blutung in weiten Grenzen schwanken sahen. Es wurden nämlich bei zwei Ferkeln Bakterien der Art (Preiss und Mac Fadyean)

in grossen Mengen verfüttert, worauf die Tiere in kurzer Zeit zugrunde gingen. Diesen von Zupnik aus bakteriologischen Gründen angestellten Versuchen schlossen sich meine Blutuntersuchungen an.

Schwein XII.

Datum	Absolute Leukocytenzahl	Polymorphkernige Neutrophile	Eosinophile	Mastzellen	Lymphocyten	Grosse Einkernige und Uebergangsformen	Erythrocyten	Normoblasten	Myelocyten
18. I.	15,000	51	1,5	spärlich	43,5	4	5,2 Mil.	vereinzelt	—
19. I.	12,500	53,5	spärlich	„	45	1,5	5,3	„	—

Am 19. I. reichliche Verfütterung mit einer der oben erwähnten Bakterienarten und hierauf folgende Umwälzung in der Zusammensetzung des Blutes:

20. I.	8,200	53	—	—	17	2	5,2	ziemlich zahlreich	**26**
31. I.	8,600	32,5	—	—	20	13	5,4	„	**32,5**

Das anfänglich gut fressende Ferkel hatte einen vielleicht subnormalen Gehalt an roten Blutkörperchen, vereinzelte Normoblasten und relativ wenig Leukocyten (wenig Mastzellen und Eosinophile) — kurz einen Befund, wie wir ihn ja bei der Mehrzahl der Tiere gemacht haben. Nach der Fütterung mit Bazillen erkrankte das Tier und liess den grössten Teil der Nahrung unberührt. Schon am nächsten Tage konnte man eine tiefgreifende Veränderung im Blutbild konstatieren. Die roten Blutkörperchen sind nur insofern verändert, als die Zahl der Normoblasten gestiegen ist. Eosinophile und Mastzellen, schon früher spärlich, sind überhaupt nicht aufzufinden.

Die schwerste Schädigung zeigt aber das System der neutrophilen Zellen, und es ist sehr interessant, wie schnell dieser Umsturz eingetreten ist.

Während wir bei der Blutuntersuchung am 18. und 19. vorwiegend neutrophile Zellen mit stark gebuchteten oder mit mehreren Kernen angetroffen haben, zeigte sich schon 20 Stunden später das ganze System gegen die früheren Entwicklungsstadien verschoben (vergl. Arneth); die polynucleären und polymorph-

kernigen Formen sind sehr vereinzelt, dagegen treten vielfach Einkernige mit wenig gelapptem Kern und typische neutrophile Myelocyten im Blute auf; am 21. sind die pathologischen Formen noch in erhöhtem Maße zu beobachten; ausser gut granulierten Myelocyten sehen wir Zellen, wie wir sie schon im Knochenmark als ein früheres Entwicklungsstadium kennen gelernt haben, Myelocyten mit schwach neutrophil granuliertem Protoplasma und dann ungranulierte Zellen mit homogenem, stark basophilem Protoplasmaleib. In diesem Stadium geht das Tier zugrunde; der Apparat der weissen Blutzellen ist aufs äusserste erschöpft. Eosinophile und Mastzellen sind aus dem Blute verschwunden, die neutrophilen Zellen sind bis „ad triarios“ ausgerückt; an Stelle der polymorphkernigen und polynucleären Neutrophilen treten solche mit weniger gelapptem Kern, dann kommen Myelocyten und schliesslich auch noch deren Vorstufen — Stammzellen aus dem Knochenmark.

Schwein XIII.

Das zweite Tier, ebenfalls gut fressend, 2,77 kg schwer, gleichaltrig, normal temperiert, hat folgende Zusammensetzung des kreisenden Blutes:

Datum	Absolute Leukocytenzahl	Polymorphkernige Neutrophile	Eosinophile	Mastzellen	Lymphocyten	Grosse Einkernige und Uebergangsformen	Erythrocyten	Normoblasten	Myelocyten
	20,000	32	spärlich	sehr spärlich	65	4	4,2 Mil.	vereinzelt	—

Bei der Durchsuchung zahlreicher Präparate (anlässlich der Verdauungsleukocytose) fanden sich niemals Myelocyten. Um einen Versuchsfehler durch Inanition hintanzuhalten, wurde dieses Tier mittels Magenschlauch ernährt.

Am 26. Verfütterung mit Bazillen der früheren Art.

Am 27. wurde das Tier, welches wiederum jede Nahrung unberührt stehen liess, künstlich ernährt, das Blut zeigte trotzdem folgende Veränderungen:

Datum	Absolute Leuko-cyten-zahl	Poly-morph-kernige Neutro-phile	Eosino-phile	Mast-zellen	Lym-pho-cyten	Grosse Einkernige und Uebergangs-formen	Ery-thro-cyten	Normo-blasten	Myelo-cyten
27. I.	10,000	28	—	—	51	4	4,6 Mil.	zahlreich	17

Am 28. kommt es zur weiteren Steigerung der pathologischen Erscheinungen:

	9,000	10	—	—	27,5	8	4,8 Mil.	zahlreich	39

Wir sehen also beim zweiten Tier vollkommen analoge Erscheinungen auftreten. Es sei hier noch erwähnt, dass das letztere Tier eine Pneunomie acquirierte. Trotz der beträchtlichen Temperatursteigerungen sinkt die absolute Leukocytenzahl, Eosinophile und Mastzellen verschwinden vollkommen aus dem Blut. Die schwerste Schädigung trifft aber wiederum den neutrophilen Apparat. Fast die Hälfte aller Blutzellen sind typische Myelocyten. Von den einkernigen Zellen mit homogenem Protoplasma zu den Myelocyten finden sich fliessende Übergänge.

Auch die Erythrocyten scheinen schwer geschädigt. Die Zahl der Normoblasten ist bedeutend angestiegen, viele unter ihnen zeigen Erscheinungen der Polychromatophilie. Auch die Normocyten mit ihren ganz enormen Grössenschwankungen zeigen eine schöne polychromatische Verfärbung, die im Triacidpräparat dadurch zum Ausdruck kommt, dass einzelne Zellen deutlich rötlich (fuchsinrot), endlich orange (orangeophil) gefärbt erscheinen.

Schöner noch ist die Erscheinung im Methylenblaupräparat, wo die polychromatischen Normocyten und Normoblasten durch ihre blaugraue Farbe von den gelbgrün gefärbten orthochromatischen Zellen sehr gut abstechen. Megaloblasten wurden nicht gefunden.

Im Knochenmark wimmelt es von Normoblasten, die homogenen Zellen scheinen zahlreicher vertreten zu sein. Die vorhandenen eosinophilen Zellen sind vielfach klein und einkernig.

Der Gehalt der übrigen haematopoëtischen Organe an Normoblasten und Myelocyten lässt wegen des zahlreichen Vorkommens

dieser Zellen im kreisenden Blute keine Schlüsse über die etwaige Entstehung dieser Zellen an Ort und Stelle des Befundes zu.

Es darf hier nicht unerwähnt bleiben, dass wir darüber noch nicht im klaren sind, ob die vorgefundenen Veränderungen tatsächlich Folgen einer spezifischen Infektion sind und ob nicht derartige Erscheinungen unabhängig von der Aetiologie, etwa durch die blosse Menge der ungewohnten Nahrung, erzielt werden könnten.

Weitere Untersuchungen sollen darüber Aufschluss geben, ob die beim Typhus und Paratyphus gefundenen schweren Blutveränderungen aetiologisch mit den vorliegenden Befunden in Einklang zu bringen sind.

Jedenfalls bleibt aber die Tatsache bestehen, dass sich künstlich diese hochgradigen Blutveränderungen erzielen lassen, und wir dürfen wohl mit Berechtigung der Hoffnung Ausdruck verleihen, dass für das Studium der Vorgänge in den haematopoëtischen Organen diese **künstlich erzielte Myelocytose und Hypoleukocytose** nicht ohne Bedeutung ist.

Zusammenfassung.

Unter Ferkeln und jungen Schweinen finden sich hinsichtlich der Blutzusammensetzung zwei Gruppen; die Angehörigen der ersten Gruppe zeichnen sich durch hohe Zahlen der roten Blutkörperchen aus (rund 6 Millionen), ferner durch das Auftreten nur sehr spärlicher oder gar keiner Normoblasten im kreisenden Blute, einer relativ hohen Leukocytenzahl (rund 28000) und verhältnismässig vielen Blutmastzellen und Eosinophilen.

Die Angehörigen der zweiten Gruppe führen in ihrem Blute meist reichliche Normoblasten, die Zahl der roten Blutkörperchen ist mehr oder weniger herabgesetzt, die Zahl der Leukocyten ist meist niedriger, Mastzellen und Eosinophile sind vielfach nur spärlich vorhanden, sodass sie nicht nur absolut, sondern auch relativ wesentlich vermindert sind. (Die Tiere der Gruppe 1 stellen wohl die hinsichtlich des Blutes gesünderen vor, die der Gruppe 2 sind Repräsentanten einer bei Schweinen überaus häufig vorkommenden leichten Anämie; es soll noch hervorgehoben werden, dass die Gruppe 2 weder in Fresslust, noch im Wachstum und Gewichtszunahme hinter der ersten zurückblieb).

Im normalen Schweineblut kommen folgende Zellen vor: Normocyten, Normoblasten, Polymorphkernige und polynucleäre Neutrophile, Eosinophile und Mastzellen. Kleine und mittelgrosse Lymphocyten, grosse einkernige Zellen Ehrlichs und Übergangsformen (vereinzelte Reizungsformen).

Die Erythrocyten zeigen meist beträchtliche Grössenschwankungen, die bei den Tieren der zweiten Gruppe besonders auffallend sind. Die Durchschnittsgrösse beträgt 6,2 μ; im normalen Blute sind die Erythrocyten stets orthochromatisch gefärbt und zeigen niemals das Phänomen der Rollenbildung. Viel schneller als an Normocyten des Menschen treten bei ihnen Schrumpfungsformen auf.

Die polymorphkernigen Neutrophilen bedingen meist die Hauptmenge aller weissen Zellen. Die Durchschnittsgrösse der granulierten Leukocyten beträgt 12 μ. Die Granula der Neutrophilen sind zarter als die menschlichen und sie färben sich unter denselben Bedingungen in einem mehr rötlichen Farbenton; ihr Kern ist meist stark gelappt oder es sind mehrere vorhanden, das Protoplasma färbt sich diffus mit Eosin, bleibt dagegen mit Methylenblau vollkommen ungefärbt.

Die eosinophilen Zellen sind meist nur in wenigen Prozenten vorhanden, hier und da kommt es zu einem Anstieg (zweimal 6%); ihre Körnchen stehen den menschlichen an Grösse etwa gleich, sind vorwiegend rund, mitunter aber auch elliptisch oder kurz stäbchenförmig.

Die Mastzellen des Blutes sind an obige Bedingungen geknüpft; die Grösse ihrer Granula steht etwas hinter den eosinophilen Körnchen zurück. In Hitze fixiert und mit Methylenblau oder Methylenblau-Jod (Türk) gefärbt, erscheinen sie ebenso scharf umgrenzt und distinkt, wie andere Granulationen.

Die Mehrzahl der Lymphocyten hat etwas über Erythrocytengrösse (8 μ), dann gibt es aber häufig grössere Formen. Grosse Lymphocyten, wie wir sie häufig in Geweben finden, sind im kreisenden Blute eine Seltenheit.

Die granulierten Zellen des Blutes entstehen normalerweise im Knochenmark (mit Ausnahme einzelner Neutrophiler der Milz), wo sich die Reihe der Entwicklung zurückverfolgen lässt, bis zu einer grossen Zelle, die wir als Stammzelle der Granulocyten bezeichnen wollen (=grosse Lymphocyten Pappenheims,

Lymphoide Stammzelle Türks, Myeloblast Nägelis) und die sich durch einen bläschenförmigen grossen Kern und ein stark basophiles Protoplasma auszeichnet. Die Stammzelle der Granulocyten steht tinctoriell nahe der Stammzelle der Lymphocyten (grosser Lymphocyt).

Die grosse Menge der Granulocytenstammzellen unterscheidet sich von den Lymphozytenstammzellen dadurch, dass erstere ein etwas stärker basophiles Protoplasma und einen dunkleren Kern besitzen, Unterschiede, die in blosser Methylenblaufärbung verloren gehen. In der Triacidfärbung ist der Unterschied leichter zu treffen, doch gibt es auch hier reichlich Zellen, über deren Zugehörigkeit zu der einen oder anderen Gruppe sehr schwer zu entscheiden ist. Trotzdem wollen wir aber die beiden Stammformen auseinanderhalten, allerdings weniger wegen ihres tinctoriellen Verhaltens, als vielmehr wegen ihrer genetischen Beziehungen; niemals sehen wir unter normalen Verhältnissen in Lymphknoten aus den grossen Lymphocyten granulierte Formen entstehen, immer nur bilden sie die Stammformen für kleine Lymphocyten. Im Knochenmark ist das weitaus überwiegende System das der Granulocyten, aus den Stammformen entstehen hier die verschiedenen Myelocyten; daneben scheint hier allerdings noch eine, wenn auch geringe Lymphocytenbildung vor sich zu gehen, was die Scheidung beider Stammzellen nicht beeinträchtigt, da beide Typen ja nebeneinander vorkommen können.

Es lassen sich also in den einzelnen Bildungsstätten für weisse Blutkörperchen folgende Entwicklungsreihen beobachten: Unter Abnahme der Basophilie des Protoplasmas kommt es in der Stammzelle der Granulocyten im Knochenmark zum Auftreten von Körnchen und es entsteht auf diese Weise je nach der Farbenaffinität dieser Körnchen der neutrophile, eosinophile oder basophile Myelocyt.

Dieser teilt sich zu Tochtermyelocyten, aus denen unter Lappung des Kernes die Endprodukte dieser Entwicklungsreihen hervorgehen, die neutrophilen, bezw. eosinophilen Polymorphkernigen und die Mastzellen. Daneben gibt es im Knochenmark zweifellos ein wenn auch weniger ausgebildetes System der Lymphocyten. Dasselbe, bestehend aus grossen Stammzellen der Lymphocyten und den kleinen Lymphocyten, bildet die Grundlage

der Lymphknoten und der übrigen lymphadenoiden Gewebsansammlungen im Körper.

In der Milz sehen wir wieder wie im Knochenmark zwei Systeme nebeneinander; das weitaus prävalierende ist das der Lymphocyten, daneben ein verkümmertes Granulocytensystem. Die Stammzellen der Granulocyten bilden sich zu den spärlichen neutrophilen Myelocyten der Milz weiter oder es entstehen aus ihnen unter Abnahme der Basophilie des Protoplasmas und Breitenzunahme desselben die einkernigen Zellen der Milz.

Knochenmark	Lymphknoten	Milz
a) Stammzellen der Granulocyten	a) Stammzellen der Lymphocyten	a) Stammzellen der Lymphocyten
Myelocyt	Lymphocyten	Lymphocyten
Tochtermyelocyten		b) Stammzellen der Granulocyten
Polymorphkernige		Myelocyten — Einkernige der Milz
b) Stammzellen der Lymphocyten		
Lymphocyten		

In den adenoiden Geweben, vor allem Haemolymphknoten, dann in gewöhnlich gefärbten Lymphknoten, sowie in Milz und Leber finden wir neben den Eosinophilen und Mastzellen, wie wir sie im Blute antreffen, auch noch solche Zellen, die durch ihre Einkernigkeit, durch ihre Unabhängigkeit von der Anzahl so gekörnter Zellen im Blute, als in den betreffenden Geweben selbst entstandene, als „histiogene“ angesehen werden; von diesen Zellen ist es wahrscheinlich, dass sie auch ins kreisende Blut nicht eingeschwemmt werden.

An den Eosinophilen des Knochenmarks, nicht aber an denen des Blutes wurde fast regelmässig Polychromatophilie der Granula beobachtet, die darin ihren Ausdruck fand, dass oft an zwei benachbarten Zellen die Granula der einen im Orangeton, die der anderen im dunkel violetten Tone gefärbt erscheinen. In einzelnen Zellen fanden sich beide Granulationen nebeneinander.

Hinsichtlich der Haemolymphknoten wurden folgende Befunde erhoben: Bei den meisten Tieren wurde im Vergleich zu den anderen Lymphknoten nur insofern ein Unterschied gefunden,

als eine bedeutend grössere Menge von Erythrocyten und weit bedeutendere Zerfallserscheinungen an denselben angetroffen wurden; auch die Zahl der einkernigen Eosinophilen und Mastzellen scheint höher zu sein.

Bei drei Tieren fanden sich aber Haemolymphknoten, in denen sich **unzweifelhaft germinative Zentren für rote und neutrophil granulierte weisse Zellen nachweisen liessen,** sodass der Satz: „Haemolymphknoten dienen ausschliesslich dem Untergange von roten Blutkörperchen", in seiner Allgemeinheit nicht gelten gelassen werden konnte.

Die procentuelle Zusammensetzung der Zellen im Schweineblute ist zwar bei den einzelnen Tieren ziemlich konstant, doch lassen sich die Zellen, speziell die Neutrophilen, leicht aus ihrem Gleichgewichte bringen. So stellt sich nach längerem Fasten und nachfolgender ausgiebiger Fütterung (vorwiegend Kohlehydrate) eine beträchtliche Vermehrung der neutrophilen Elemente ohne wesentliche Erhöhung der absoluten Leukocytenzahl ein (relative Verdauungsleukocytose).

Nach einer nicht gar zu starken Blutung kam es zu einem gewaltigen Anstieg der Neutrophilen und zum Auftreten von Normoblasten (posthaemorrhagene Leukocytose).

Nach Verfütterung einer grösseren Menge von Bakterien der Art Preiss-Fadyean kam es schnell zu einer tiefgreifenden Veränderung des Blutbildes, bestehend in **Hypoleukocytose und Myelocytose.**

Meinem hochverehrten Chef, Herrn Professor Dexler, möchte ich an dieser Stelle für die Förderung meiner Arbeit den ergebensten Dank aussprechen.

Literaturverzeichnis.

Arneth, J.: Die neutrophilen Leukocyten bei akuten Infektionskrankheiten. Jena. Fischer. 1904.

Ascoli: Über die Entstehung der eosinophilen Leukocyten. Folia haematol., 1. Jahrg., Nr. 12, 1904.

Bethe: Zitiert nach Storch.

Biede und Decastello: Zitiert nach Grawitz.

Clarkson: Zitiert nach Helly.

Ehrlich und Lazarus: Die Anämie.

Engel, C.: Die Blutkörperchen des Schweines in der ersten Hälfte des Embryonallebens. Archiv f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. LIV, S. 24.
Gütig, C.: Über die Beziehung der Hypoleukocytose zum Knochenmark. Berliner klin. Wochenschrift, 1905.
Grawitz: Klinische Pathologie des Blutes.
Helly, K.: Haemolymphdrüsen. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch. (Merkel-Bonnet), Bd. XII, 1902.
Hoyer: Beiträge zur Kenntnis der Lymphdrüse. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXXIV, 1898.
Hirschfeld, H.: Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Leukocyten. Inauguraldissert., Berlin 1897.
Kurloff: Zitiert nach Ehrlich und Lazarus.
Michaelis: Über Mastzellen. Münchn. med. Woch. Nr. 6, 1906.
Müllern, v. K.: Anleitung zur klinischen Blutuntersuchung mit besonderer Berücksichtigung der Färbetechnik. Leipzig 1904.
Pappenheim, A.: Zur Frage der Entstehung eosinophiler Zellen. Folia haematol. II. Jahrg., Nr. 3, 1905.
Derselbe: Von der gegenseitigen Beziehung der verschiedenen farblosen Zelllen zueinander. Virchows Archiv, Bd. 159, 160, 164.
Derselbe: Virchows Archiv, Bd. 166.
Robertson: Zitiert nach Helly.
Sternberg, C.: Über das Vorkommen von einkernigen neutrophil granulierten Leukocyten in der Milz. Zentralbl. f. allg. Patholog. Nr. 23, 1905.
Slevogt: Zitiert nach Zietzschmann.
Stölzing: Zitiert nach Storch.
Storch: Untersuchungen über den Blutkörperchengehalt des Blutes der landwirtschaftlichen Haussäugetiere. Inauguraldissert. Karlsruhe 1904.
Weidenreich, Fr.: Zur Frage nach der Entstehung eosinophiler Leukocyten. Fol. haem. Nr. 3, II. Jahrg., 1905.
Derselbe: Über Blutlymphdrüsen. Anat. Anzeiger, Bd. XXII, Nr. 3.
Zietzschmann, O.: Über die acidophilen Leukocyten des Pferdes. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. 1905.
Zupnik, L.: Über verschiedene Arten von Paratyphus u. Fleischvergiftungen. Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskr., Bd. LII, 1906.

Figurenerklärung auf Tafel XXXV und XXXVI.

Tafel XXXV.

Mikrophotogramme, aufgenommen durch Dr. L. Freund.

Schweineblut, Triacidfärbung.

Fig. 1. Schwanknngen in Grösse und Färbbarkeit der roten Blutkörperchen bei anämischem Ferkel. Ein Normoblast.

Fig. 2. Rote Blutkörperchen eines normalen Ferkels ohne kernhaltige Rote im Blute (geringe Grössenschwankungen).

Fig. 3. Rote Blutkörperchen eines anämischen Ferkels mit hochgradigen Grössenschwankungen.

Fig. 4. Mastzellen aus dem Blute.

Fig. 5. Neutrophile polymorphkernige und polynucleäre Leukocyten aus normalem Schweineblut.

Fig. 6. Eosinophile zweikernige Zelle aus normalem Schweineblut.

Knochenmarkszellen des Schweines.

Fig. 7. Triacid. Eosinophile Myelocyten und eosinophile Polymorphkerne.

Fig. 8. Eosinophiler Myelocyt.

Fig. 9. a) Mastzellenmyelocyt, b) polymorphkerniger Neutrophiler.

Fig. 10. Färbung mit alkohol. Methylenblau. a) Stammzelle der Granulocyten, b) eosinophiler Myelocyt (negative Granulafärbung, c) Übergang von Stammzelle zum neutroph. Myelocyten.

Fig. 11. Methylenblaufärbung. a) polymorphkernige Neutrophiler, b) Eosinophile Myelocyten mit noch basophilem Grundprotoplasma, c) Eosinophiler Tochtermyelocyt mit ganz von Basophilie freiem Grundprotoplasma, d) Neutrophiler Myelocyt mit starker Basophilie des Protoplasma.

Tafel XXXVI.

Kombinierte Bilder gezeichnet nach Präparaten bei hom. Imm. 1/12, Tub. Länge 160, Ocul. 4.

Fig. 1. Entwicklungsreihe von der Granulocytenstammzelle zur polymorphkernigen Mastzelle (alkohol. Methylenblau). a, b Granulocytenstammzelle; c Einlagerung von einzelnen basophilen Körnchen, Abnahme der Basophilie des Protoplasmas; d die Menge der Granula ist grösser, das Protoplasma hat weiter an Basophilie ab-, der Kern zugenommen (Mastzellenmyelocyt); e, f Mastzellen mit leicht gelapptem Kern; g, h Lymphocytenstammzellen aus Lymphknoten; i histiogene Mastzelle aus Lymphknoten.

Fig. 2. Triacid; a, b, c Polychromatophilie der eosinophilen Körnchen im Knochenmarksmyelocyten; d, e Neutrophile Myelocyten aus Hämolymphknoten; g Einkernige histiogene eosinophile Zelle aus Lymphknoten; f Normoblast aus Hämolymphknoten.

Fig. 3. a (Alkohol-Methylenblau) Polychromatophilie an Bluterythrocyten polychromatophiler Normoblast; b, c neutrophile Polymorphkernige; d grosser Lymphocyt; e Normoblast (Triacid).

Fig. 4. Triacid. Zellen aus dem Blute der mit Bakterien vergifteten Tiere. a Grosse Einkernige Zelle; b, c neutrophile schwach granulierte Myelocyten; d, e Normoblasten.

Aus dem Institut für Anatomie und Physiologie der Haustiere der Hochschule für Bodenkultur in Wien.

Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues des Gehörorgans mit besonderer Berücksichtigung der Haussäugetiere.

Von

Priv.-Doc. Dr. **Walther Kolmer,** Assistent am Institut.

Hierzu Tafel XXXVII—XL.

Die vorliegende Untersuchung will mit Hilfe verschiedenster, älterer und neuerer Methoden die mikroskopische Anatomie und die Cytologie des Endorganes des achten Hirnnerven einer näheren Betrachtung unterziehen. Speziell sollen die eigentlichen Sinneszellen und der Nervenendapparat, wie wir ihn bei den höheren Säugern und beim Menschen vorfinden, einer näheren Untersuchung zugeführt werden, die Verhältnisse niederer Wirbeltiere sollen vergleichsweise nur dort herangezogen werden, wo die an ihnen klarer hervortretenden Details das Verständnis der bei höher stehenden Formen gefundenen Tatsachen erleichtert.

Während früher die Untersuchung des Gehörorgans nur in einer mehr oder weniger groben anatomischen Gliederung bestand, sind eigentliche histologische Untersuchungen in heutigem Sinne erst in den fünfziger Jahren des verflossenen Jahrhunderts angestellt worden. Die bisher vorliegenden Arbeiten über das innere Ohr der Wirbeltiere sind sehr zahlreich; sie behandeln aber durchaus nicht in gleichmässiger Weise die verschiedenen Wirbeltiere. Besonders vernachlässigt sind bisher die grossen Säuger. Die Gründe dafür sind naheliegend. So ist begreiflich, dass speziell das Gehörorgan des Menschen häufig Gegenstand der Untersuchung war, ebenso, dass die gebräuchlichen Untersuchungsobjekte unserer Laboratorien, vor allem Frosch, Taube, Kaninchen und Hund, viel und oft bearbeitet wurden. Dagegen stellten sich der Zergliederung des Gehörorgans der grossen

Säuger schon wegen der Härte der das Sinnesorgan umschliessenden Knochenteile grosse Hindernisse in den Weg.

Am besten ist die Form der das Sinnesorgan umgebenden Hohlräume, das knöcherne Labyrinth, bekannt. Auch sind in dieser Beziehung Repräsentanten fast aller wichtigen Wirbeltierordnungen durchforscht worden, da ja naturgemäss die Untersuchung an den haltbaren, knöchernen Gebilden verhältnismässig leicht und einfach war. Ganz anders aber liegen die Verhältnisse, wenn wir das eigentliche Sinnesorgan, das häutige Labyrinth, betrachten; hier sind die Schwierigkeiten der Untersuchung so eigenartige und fast unüberwindliche, dass es nicht Wunder nehmen darf, wenn die bisherigen Bearbeiter dieses Gegenstandes, nachdem sie die wesentlichen Verhältnisse bei gewissen Typen der Wirbeltierordnungen festgestellt hatten, die Untersuchung derjenigen Arten, deren anatomischer Bau schwer zugänglich war, unterliessen. Die Härte und Sprödigkeit der einschliessenden Knochenteile, die Zartheit der eingeschlossenen Gebilde, die Unmöglichkeit, sich in vornhinein über die Lage der einzelnen aufzusuchenden Teile genau zu orientieren, waren dem Studium des feineren Baues des Labyrinthes dieser Tiere bisher hinderlich. Man begnügte sich mit der Darstellung von Knochenausgüssen oder mit der Beschreibung der Form des häutigen Labyrinths, wie es sich bei Embryonen ohne grosse Mühe herauspräparieren liess.

So erklärt es sich, dass speziell das Gehörorgan unserer Haustiere eine in cytologischer Hinsicht eingehende Darstellung noch nicht gefunden hat.

Was aber den feineren histologischen Aufbau des Labyrinths betrifft, waren die technischen Hindernisse so grosse, dass, abgesehen von einzelnen an Amphibien und Vögeln angestellten Untersuchungen, diese Strukturen von den meisten Bearbeitern nur bei Nagern und Fledermäusen beschrieben, Vergleichsobjekte tieferer und höherer Vertebraten indessen nur in Ausnahmsfällen herangezogen wurden. Dies gilt sowohl für die eigentliche Cytologie des Labyrinths und seine Cytogenese als insbesondere für das Studium der Nerven und ihrer Endigungsweise. Wenn man von den gross angelegten Forschungen Retzius (40) absieht, die viel vergleichend-histologisch Neues brachten, wurden gerade in den letzten Jahrzehnten immer wieder dieselben Objekte aus technischen Rücksichten der Betrachtung unterzogen.

Technik.

Kaum bei irgend einem anderen Organ im Tierreiche stellen sich dem Untersucher bei der Beobachtung so grosse und mannigfache Hindernisse in den Weg, wie bei der Erforschung des Labyrinths der Wirbeltiere, insbesondere aber der Säuger. Da es nicht möglich ist, die gegenseitigen Lagebeziehungen der einzelnen wichtigen Partien im frischen Zustande festzustellen, und auch die cytologische Untersuchung an frischem Material nur wenig Aufschlüsse gibt, ist man darauf angewiesen, fast alles an fixierten Präparaten zu studieren. Dabei sind es höchst mannigfaltige, sehr verschieden gebaute Gewebe, welche hier auf einen kleinen Raum zusammengedrängt sind und trotz weitgehender Unterschiede in ihren physikalischen und chemischen Eigenschaften gemeinsam mit denselben Reagentien behandelt werden müssen, wenn man nicht vorzieht, die Organe gleich zu Beginn der Untersuchung zu zergliedern, was aber auch nicht unbeträchtliche Schwierigkeiten in sich schliesst. Es ist im Gehörorgan der Wirbeltiere in einem mit Flüssigkeit erfüllten Hohlraumsystem ein zweites mit Flüssigkeit gefülltes Hohlraumsystem untergebracht, und beide sind mit ihren zarten und sehr elastischen Wandungen von fast ganz unelastischen Kapseln umgeben. Bei den einzelnen Wirbeltierordnungen sind diese bald knorpelig, bald knöchern, bei den grossen Säugern ist der Knochen, aus dem sie gebildet werden, so hart, dass dieser als härtester Knochen des gesamten Skeletts den Namen Felsenbein mit Recht trägt.

Es gelingt zwar, wenn einmal die Lage des häutigen Labyrinths bei einem Tier genau bekannt ist, mit einiger Uebung und Zuhilfenahme von Meissel, Knochenzange und Messer, dieses von seiner Hülle zu befreien, doch dürfte es nur selten glücken, dabei die Integrität der feineren häutigen Hohlräume zu wahren, da sich nach Wegfall ihrer Befestigungen deren Form und Spannungsverhältnisse bedeutend verändern.

Sieht man von der Untersuchung im frischen Zustande ab, die ja für gewisse Fragen höchst wichtig ist (z. B. die Frage nach der Konsistenz der sogenannten Cupula, der Lage der Hörhaare, der Lage und Spannung der Teile des Cortischen Organs und ihrer Beziehungen zur Membrana tectoria), so ist die Freilegung wenigstens teilweise nötig, um die Flüssigkeiten, welche konservierend wirken sollen, in unmittelbaren und raschen Kontakt mit

dem häutigen Labyrinth zu bringen, da auch die bestwirkenden Fixierungsmittel nicht schnell genug die knöchernen Wandungen zu durchdringen vermögen. Die eigentlichen Sinneselemente und auch Stützelemente besitzen einen ganz besonders hohen Grad von Veränderlichkeit, wie kaum irgend andere Zellen im tierischen Körper. Ein Fixierungsmittel, welches nicht unmittelbar auf die noch überlebenden Zellen einwirken kann, würde auch kurze Zeit nach Absterben des Gewebes mehr oder minder veränderte geschrumpfte oder gequollene Elemente fixieren und kaum mehr als ein Zerrbild der im Leben bestehenden Formen liefern. Schon um die Anwendbarkeit eines Fixierungsmittels zu prüfen, ist es unbedingt nötig, es wenigstens einmal direkt auf die Gewebe einwirken zu lassen, um die Erscheinungen des postmortalen Zerfalls von durch die Fixierung geschaffenen Veränderungen unterscheiden zu können. Neutrale Fixierungsmittel haben die Eigenschaft, Knochen und Knorpel nur langsam zu durchdringen, säurehaltige Fixierungsmittel, die im allgemeinen besser eindringen, werden auf ihrem Wege durch die Kalksalze des Knochens neutralisiert und verlieren so an Wirksamkeit.

Ein geeignetes Auskunftsmittel, um diese Uebelstände zu umgehen, besteht darin, das häutige Labyrinth in seiner Kapsel in situ zu belassen und nur an einigen Stellen unter der Fixierungsflüssigkeit den Knochen zu entfernen, um dieser so den Zugang zu eröffnen. Leider hat auch diese verhältnismässig geeignetste Methode den Nachteil, dass die von den hergestellten Öffnungen aus in das häutige Labyrinth diffundierende Fixierungsflüssigkeit bei ihrer Ausbreitung immer mehr verdünnt wird, ihre beste Wirkung nur an der Stelle des Eindringens entfaltet, die weiter nach innen gelegenen Gewebsteile aber gradatim schlechter fixiert. Man kann dies z. B. kontrollieren, wenn man an einem oder dem anderen Ende des Schneckenkanals den Knochen entfernt. In gewissem Grade versuchte ich diesen Übelstand dadurch zu bekämpfen, dass die Objekte in grossen Mengen des Fixierungsmittels hin und her bewegt wurden.

Von den vielen Fixierungsmitteln, welche zum Studium des Labyrinthes bisher empfohlen worden sind, kann keines als Ideal angesehen werden. Die verschiedenen Gewebsbestandteile, die Epithelien, das ganz eigenartige Bindegewebe, die markhaltigen und marklosen Nerven verhalten sich jedem Reagens gegenüber

so verschieden, dass man nicht imstande ist, jemals Stütz- und Sinneselemente zugleich mit den Nerven gut fixiert zu erhalten. Die säurehaltigen Fixierungsmittel sind erfahrungsgemäss imstande, schneller kalkhaltige Gewebe zu durchdringen, sie haben aber den Missstand, je nach der Konzentration mehr oder minder heftig an den Knochenpartien Gasblasen zu entwickeln. Diese zerreissen zarte Membranen und verändern die Lage einzelner Teile, wenn sie sich aus Hohlräumen herauszwängen.

Genügt der Säuregehalt des Fixierungsmittels, um den Knochen vollkommen zu entkalken, so werden schon dadurch die Spannungs- und Lageverhältnisse alteriert.

Ein Mittel, die beiden letzten Übelstände zu vermeiden, ergibt sich dadurch, dass man die fixierten Gewebe vor der Entkalkung mit Celloidin durchtränkt und so eine Verschiebung der Teile aus ihrer Lage hin anhält. Andererseits wurden Fixierungsmittel empfohlen, die zu gleicher Zeit mit der Fixierung ein sehr schonendes, allerdings auch sehr langsames Entkalken ermöglichen. Alle diese Schwierigkeiten, die sich schon bei kleinen Tieren bieten, sind bei grossen Säugern in noch viel höherem Maße vorhanden, da die Knochensubstanz eine ungleich kompaktere und härtere ist als bei den Objekten, die gewöhnlich bisher zur Untersuchung verwendet wurden (Maus, Meerschweinchen, Fledermaus, Kaninchen, Katze). Speziell bei den Haussäugetieren kommt man mit den zugleich entkalkenden Fixierungsmitteln auch nach Monaten nicht recht zum Ziel, und man muss noch eine eigentliche Entkalkung auf die lange dauernde Fixierung folgen lassen. Von den in Betracht kommenden Säuren, welche leichtlösliche Kalkverbindungen geben, war früher in erster Linie die Salzsäure beliebt. Die Zusätze von Palladiumchlorid einerseits, von Phloroglucin andererseits, welche zur Hintanhaltung störender Veränderungen in den Geweben empfohlen wurden, sind leider nur von zweifelhaftem Wert. Für die spätere Färbung ist Chromsäure ein geeignetes Entkalkungsmittel; noch besser aber erhält Salpetersäure die Form und Färbbarkeit, besonders der nervösen Elemente.

Die beim späteren Auswaschen leicht auftretende Quellung hat man durch Zusatz von Essigsäure zur Salpetersäure auf Apathys Empfehlung teilweise vermeiden gelernt; noch besser aber wirkt eine Behandlung mit starker Lithiumsulfatlösung —

wie Schaffer geraten hat — welche man vor dem Auswaschen 24 Stunden auf die entkalkten Gewebe einwirken lässt. Ausser Salpetersäure kamen bei der vorliegenden Arbeit noch Pikrinsäure, Trichlormilchsäure und Trichloressigsäure teils zur Fixierung teils dort zur Entkalkung zur Anwendung, wo eine Silberimprägnation vorausgegangen war. Es ergaben besonders die beiden letztgenannten Säuren die Möglichkeit, gewisse Einschlussgebilde der Sinnesepithelien prägnant zu färben, wie es mit anderen Fixierungsmitteln nicht gelungen war. Auch die Entkalkung vital mit Methylenblau gefärbter Labyrinthe lässt sich, wie bekannt, mit den genannten Säuren ohne Schädigung der Färbung erreichen.

Viele der Übelstände bei der Fixation lassen sich dadurch vermeiden, dass man die Fixierungsflüssigkeit durch Injektion unter leichtem Druck von den Gefässen aus einwirken lässt. Eine Methodik, die schon von Ranvier angewendet, speziell für Sinnesorgane wiederholt von Mann (37) empfohlen wurde. Es wurde dabei folgendermaßen verfahren: Das Tier wurde vollkommen narkotisiert, dann aus der einen Carotis verbluten gelassen, während durch die Carotis der Gegenseite unter mässigem Druck gewärmte Ringersche Flüssigkeit, die einen Zusatz von Amylnitrit hatte, peripher eingespritzt wurde. Dann wurden nach Eröffnung der Brusthöhle alle Gefässe ober dem Herzen mit Massenligatur abgebunden, die beiden Jugulares in Klemmen gefasst und eröffnet. Man kann auf diese Weise bei abwechselndem Öffnen und Schliessen der beiden Jugulares durch die Klemmen auch bei grösseren Tieren ohne Anwendung bedeutenden Druckes oder erheblicherer Flüssigkeitsmengen in drei bis vier Minuten das Blut vollkommen entfernen und spritzt dann die Fixierungsflüssigkeit unter langsam ansteigendem Druck ein, wobei man schliesslich zweckmässiger Weise nach Absperrung der Jugulares den Druck noch etwas erhöht. Bei einiger Übung lernt man es, vollkommen die durch Überdruck entstehenden Ödeme zu vermeiden, besonders wenn man den Druck durch die Tension des Bulbus kontrolliert. So ist es mir gelungen, bei Ziegen das Labyrinth in wenigen Minuten in situ zu fixieren. In derart fixierten Labyrinthen finden wir bemerkenswerter Weise die Membrana tectoria dem Cortischen Organ in allen Windungen nahe angelagert, ein Resultat, das sich bei anderen Fixierungsmethoden niemals sicher voraussehen lässt.

Im Verlaufe meiner Untersuchung habe ich wohl die meisten der für die Fixierung von Sinnesorganen gebräuchlichen Methoden durchprobiert. Aber nur wenige geben den gewünschten Erfolg. Dies gilt in erster Linie von den an anderen Objekten mit Recht so geschätzten osmiumhaltigen Kombinationen, der Flemmingschen, Hermannschen Flüssigkeit und ähnlichen Gemischen. Sie alle leiden an dem Übelstand, dass durch den Kalk des Knochens die in ihnen enthaltene Säure so schnell neutralisiert wird, dass sie, auch wenn ihnen durch Eröffnung des knöchernen Labyrinths der Zutritt zum häutigen Organ erleichtert ist, ihre Wirksamkeit nicht mehr entfalten können, und nur Teile, die einigermaßen direkt von ihnen berührt werden, in geeigneter Weise fixiert erscheinen. Immerhin bietet die Osmiumsäure auch heute noch unübertroffene Vorteile für die Fixierung der Zellhaare, speziell in den Ampullen, und für die Darstellung der Markscheiden, besonders auch dort, wo sie an den Zellen der Acusticusganglien dargestellt werden können. Sie muss hochprozentig, nicht weniger als in 2% Lösung zur Anwendung kommen, wie auch Krause (30) in seiner neuesten Publikation betont. Besser bewähren sich Sublimat in konzentrierter Lösung und die damit kombinierten Flüssigkeiten, vor allem die schon mehrfach empfohlene Kombination mit Osmiumsäure und Essigsäure. Recht gute Resultate liefert auch Sublimat-Pikrinsäure. Auch die eben erwähnten Fixierungsmittel leiden an dem Übelstand, nur langsam einzudringen. Man muss grosse Mengen von ihnen anwenden und für Erneuerung der Flüssigkeit sorgen. Bei grösseren Objekten, z. B. dem Gehörorgan der erwachsenen Katze, sind sie schon nicht mehr ausreichend, und die häufig entstehenden Sublimatniederschläge lassen sich durch Jodtinktur nicht mehr vollkommen entfernen. Etwa in gleicher Weise verhalten sich die Chloroform und Alkohol enthaltenden Gemische, wie die Carnoysche und ähnliche Flüssigkeiten. Sie bieten nur speziell beim Studium der Ganglien gewisse Vorteile. Auch die Perenyische Flüssigkeit, die sich bei Untersuchung anderer vergänglicher Sinneselemente, z. B. der Retina, vortrefflich bewährt, gab mir hier keinen Erfolg, sie stellt nur besonders gut die Struktur der Membrana tectoria dar.

In neuester Zeit sind von verschiedenen Seiten (E. Müller, Tellyesnicky, Orth etc.) als besonders günstige Fixierungs-

flüssigkeiten Kombinationen von Formol-Kaliumbichromat und Eisessig empfohlen worden. Held (20) hat sich dieser Flüssigkeiten bei seiner umfangreichen Untersuchung anscheinend mit besonderem Vorteil bedient. Ohne Helds Angabe zu kennen, der leider eine detaillierte Vorschrift bisher noch nicht veröffentlicht hat, habe ich ähnliche Kombinationen versucht und damit wie Held speziell auch für die grossen Säuger ganz besonders günstige Resultate erzielt.

Auch für die früher erwähnte Injektionsmethode eignet sich dieses Gemisch vortrefflich. Natürlich müssen der Grösse des Objektes entsprechende Mengen zur Anwendung kommen und die Lösung, in der die Objekte längere Zeit verweilen, mehrmals gewechselt werden. Bei kleineren Objekten (Maus, Meerschwein) lässt man diese Fixierungsflüssigkeit 2—3 Wochen einwirken, bei grösseren Objekten entsprechend länger. Sie hat ausserdem den Vorteil, wie schon Held (20) betonte, in schonendster Weise zu entkalken. Allerdings dauert dabei die Entkalkung grosser Objekte recht lange, so dass ich meist nach den ersten Wochen durch Zusatz von Salpetersäure bis zu 5 pCt. dieselbe beschleunigte. Alle Sinneselemente, speziell im Cortischen Organ, aber auch Stützelemente und Nerven werden dabei vorzüglich erhalten und gestatten eine ausgezeichnete Differenzierung der protoplasmatischen Details, Stützsubstanzen etc. Vom Chromgehalte der Lösung ist es abhängig, ob man mehr das Bild homogener Markscheiden erhält oder dasjenige von Neurokeratinstrukturen.

Für die Darstellung der Maculae und Cristae gibt auch diese Flüssigkeit meines Erachtens keine vollkommenen Resultate, was mir auch an den Bildern Helds bezüglich dieser Objekte hervorzutreten scheint. Eine kurze, vorhergehende Räucherung mit Osmiumsäure der teilweise im Knochen frisch freigelegten häutigen Labyrinthpartien kann die Resultate wesentlich verbessern.

Was die Einbettung betrifft, so wurden kleine Objekte bis zu 4 mm Kantenlänge in Paraffin eingebettet, grössere Objekte ausschliesslich in Celloidin. Die Objekte, auch die nach den Cajalschen Methoden behandelten, gingen drei Tage durch Alkohol steigender Konzentration und blieben 12 Stunden in zweimal gewechseltem absoluten Alkohol, dann kamen sie in zweimal gewechseltes Cedernöl auf 24 Stunden und wurden schliesslich durch Tetrachlorkohlenstoff in weiches Paraffin ein-

gebettet, dieses dreimal nach je 1/2 Stunde gewechselt und schliesslich durch 58° Paraffin ersetzt, in welchem die Objekte nur 1/2 Stunde verweilten.

Was die Färbung der Präparate betrifft, so scheint mir bei den mit osmiumhaltigen Fixierungsmitteln behandelten Objekten starkes Osmieren und Nachbehandlung mit rohem Holzessig recht befriedigende Färbungen zu geben.

Sollte in anderer Weise gefärbt werden, wurden die Schnitte mit $H_2 O_2$ (Mercks Perhydrol) behandelt, bis sie vollkommen entfärbt waren. Solche Objekte wurden dann so wie meist auch alle auf andere Weise fixierten mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbt. Diese Färbung wurde speziell für das Gehörorgan in einer komplizierten Weise von Held modifiziert, welcher ohne genauere Angabe zur Beize neben Eisenalaun, Chromalaun und Alsol empfahl, zur Färbung Molybdänhämatoxylin. Es ist mir nicht gelungen, mit Modifikationen in dieser Richtung bessere Differenzierungen zu erreichen, als mit der gewöhnlichen Eisenhämatoxylinfärbung bei genügend vorsichtiger Differenzierung. Denn es gelang mir auch mit der letzteren an lange, mit Kaliumbichromat-Formol-Eisessig fixierten Objekten die Stützstrukturen in den Epithelien, wenn auch etwas weniger gut die marklosen Nerven zur Darstellung zu bringen. Speziell bei abwechselndem Differenzieren mit verdünntem, salzsaurem Alkohol und Eisenalaunlösung hat man es in der Hand, diese Strukturen besonders scharf hervortreten zu lassen. Nach der Differenzierung blieben die Schnitte, wie Heidenhain es empfohlen hat, über Nacht in Chlorammoniumlösung, wodurch die Färbung haltbarer wurde.

Neben Eisenhämatoxylin wurde auch Apathys Haematein und Thionin und die Weigertsche Markscheidenfärbung mit Vorteil verwendet.

Häufig wurde eine Doppelfärbung vorgenommen. Ich benutzte dazu meist Rubin S, oder auch das von Heidenhain empfohlene Kongokorinth oder auch letztere beide mit nachheriger Färbung in prikrinsaurem Alkohol. Speziell werden durch letztere Methode viele feine Details in der Membr. basilaris, in der M. tectoria, dem Limbus spiralis und in verschiedenen bindegewebigen Teilen gut hervorgehoben, ohne dass dabei die durch Eisenhämatoxylin dargestellten Strukturen an Deutlichkeit eingebüsst hätten.

Da meine Bemühungen speziell darauf gerichtet waren, den Verlauf der Nerven und der Neurofibrillen in ihnen und deren Beziehungen zu den Sinneszellen darzustellen, wurden diejenigen Methoden versucht, welche einerseits Übersichtspräparate über den Verlauf einzelner Fasern auf längere Strecken liefern, wie die Chromsilberimpregnation und die vitale Methylenblaufärbung, andererseits diejenigen Methoden herangezogen, welche zur Darstellung der Neurofibrillen geeignet erschienen: die Methoden von Bielschowski (4) und Cajal (7).

Die Chromsilbermethoden haben im Gehörorgan speziell den Nachteil, ausser den Nerven noch allerlei andere Gebilde und diese im Zusammenhang zu imprägnieren, wie man auch aus den teilweise widersprechenden Resultaten entnehmen kann, die z. B. Retzius (41), Lenhossek (34) und Ayers (3) mit dieser Methode erhalten haben. Auch eignet sie sich nur für Embryonen oder kalkarme Objekte neugeborener kleiner Tiere. Es kam daher diese Methode von vornherein weniger in Betracht.

Die vitale Methylenblaufärbung ergab in einer grossen Anzahl von Versuchen, die an Kaninchen und Katzen ausgeführt wurden, bei Injektion ins Gefässsystem recht unbefriedigende Resultate. Etwas bessere bei Einwirkung des Methylenblaus nach dem Vorgange Dogiels auf direkt freipräpariertes häutiges Labyrinth in Ringerscher Lösung oder Serum. Auf diese Weise lässt sich auch manches beim Pferd und Schwein erzielen. Eine befriedigende Fixierung der gefärbten Elemente mit den verschiedensten dazu empfohlenen Methoden gelang nicht, auch osmiumhaltige Flüssigkeiten vermochten den Übelstand nicht zu beseitigen. Viel bessere Resultate lieferten die neueren Methoden zur Darstellung der Achsenzylinder und seiner Neurofibrillen.

Die Methoden Bielschowskis (4) wurden nach seinen älteren und neueren Angaben mit Erfolg angewendet. Sie eigneten sich gut, speziell zur Darstellung der Achsenzylinder im Gebiete der Schneckenachse bei Embryonen und jungen Tieren. Die Färbung der Neurofibrillen gelang auch in den Ganglienzellen meist befriedigend, versagte aber meist im Bereiche der Sinneszellen. Besonders günstig erwies sich die Methode an Gefrierschnitten. Es wurde mit Formol (bei Embryonen), mit Formol-Osmium-Salpetersäure oder Formol-Salpetersäure bei grösseren Tieren fixiert und die Gefrierschnitte mit Hilfe eines Kohlensäure-

Mikrotoms entweder ohne Einbettung oder nach Einbettung in Gelatine, die mit Formol nachgehärtet wurde, hergestellt. Mit jenen Modifikationen der Methodik, die Bielschowski und Wolff (5) in neuerer Zeit empfohlen haben, konnte ich zu keinerlei befriedigenden Resultaten kommen. Mit besonderem Erfolg aber bewährte sich die Cajalsche Methodik, und zwar in ihren beiden Modifikationen bei direkter Fixierung mit Silbernitrat oder bei vorausgehender Fixierung mit ammoniakalischem Alkohol. Dabei wurde folgendermassen vorgegangen:

Die Objekte (kleine Embryonen in toto, von grösseren der Kopf, von neugeborenen Tieren die halbierte Schädelbasis oder nur das Felsenbein) wurden in etwa 50 ccm 2 pCt. Silbernitratlösung eingelegt (stärkere Konzentrationen, wie sie von Cajal empfohlen wurden, ergaben keinen nennenswerten Vorteil in bezug auf Erhaltung der Zellelemente). In dieser Lösung blieben sie im Dunkeln im Brutschrank bei einer Temperatur von 30—33^{0} 4 mal 24 Stunden. Dann wurden die Objekte kurz mit Aqua destillata abgespült und in der von Cajal angegebenen Flüssigkeit (Formol-Pyrogallol oder Formol-Hydrochinon) 24 Stunden reduziert. Bei der Vorbehandlung mit ammoniakalischem Alkohol wurde dieser zwei Tage einwirken gelassen und mehrfach erneuert. Dann wurden die Objekte 12—24 h mit Aqua destillata ausgewaschen und kamen in eine $^{1}/_{2}$—1 $^{0}/_{0}$ ige Silbernitratlösung auf acht Tage in den Brutschrank. Nach der Reduktion in Formol-Pyrogallussäure wurden sie schliesslich in Paraffin oder Celloidin eingebettet und in Schnittserien zerlegt. Für das Gelingen der Methode ist es von Wichtigkeit, dass das Material möglichst frisch sei und dass genügend grosse Mengen der Silberlösung, mindestens das 50fache Volumen des Objekts, zur Anwendung gelangen. Der Verwendung schon gebrauchter Silberlösung möchte ich widerraten, da sie die Methode unsicher macht. Die geschilderte Methodik erzielt dort überall gute Resultate, wo geringe Dimensionen der Objekte die direkte Einwirkung der Reagentien gestatten und ein Entkalken sich vermeiden lässt. Speziell eignet sich dazu die Maus und ihre Embryonen. Ganz junge Embryonen und über 20 Tage alte Mäuse geben schlechte Resultate. Allerlei Modifikationen der geschilderten Methodik, wie Vorfixation mit Formol oder Zusätze von Osmiumsäure, um die Hörhaare besser zu konservieren, erwiesen sich als nicht zweckentsprechend, da

in so vorbehandelten Geweben das Fibrillenbild nicht zustande kommt. Bei grösseren Tieren muss man das Silber direkt auf das mit möglichster Schonung vollkommen frei präparierte häutige Labyrinth einwirken lassen und erzielt damit gute Erfolge auch bei grossen Säugern und beim Menschen. Der ammoniakalische Alkohol steht aber als Konservierung noch hinter der Silbernitratlösung zurück.

Am Cortischen Organ erwachsener Tiere scheitern die Methoden bisher leider vollkommen, da alle Eingriffe, die den Ductus cochlearis präparativ den Reagentien zugänglich machen, die Gebilde des Cortischen Organs im unfixierten Zustand zerstören und die zur Anwendung kommenden Reagentien zur Fixation nicht ausreichen. Man ist also, bis man eine geeignete Modifikation der Methode besitzen wird, darauf angewiesen, das Cortische Organ bei kleinen Tieren, vor allem Maus, Ratte, Fledermaus zu studieren.

Die Fibrillenmethode Bethes und deren Modifikationen ergaben für das Gehörorgan kein günstiges Resultat.

Anatomischer Aufbau des Gehörorgans.

Wie schon eingangs hervorgehoben wurde, hat die Struktur des Labyrinths der höheren Säuger und speziell der Haustiere bisher weniger Behandlung erfahren, als die der kleineren Säuger und des Menschen.

Besser orientiert sind wir über die Gestalt des knöchernen Labyrinths und über die makroskopischen Formverhältnisse des häutigen Labyrinthes dieser Tiere.

Was die Formverhältnisse des knöchernen Labyrinthes betrifft, so habe ich den Darstellungen der Autoren kaum etwas Wesentliches hinzuzufügen.

Die Gestalt des Labyrinthes bei den Wiederkäuern hat zuerst durch Carl (9) eine Darstellung erfahren. Retzius (40) hat in seinem grossen klassischen Werke auch die häutigen Labyrinthe vom Schwein und Rind dargestellt. Neuerdings wurde von Denker (12) deren Gestalt an Corosionspräparaten und Knochenschnitten, sowie auch das Labyrinth des Pferdes detailliert beschrieben. Messungen der Bogengänge sind bei Wiederkäuern, speziell dem Kalb, von Biner Wulf (46) angestellt worden.

Schwein.

Das Os petrosum ist beim Schwein nicht nur bei jungen Tieren, sondern auch bei alten ausgewachsenen Exemplaren durch zarte Verbindungen mehr bindegewebiger Natur mit den übrigen Knochenpartien des Schläfenbeines verwachsen. Es lässt sich daher vom Innenraum des Schädels nach Ablösung der Dura mater ohne Anwendung grösserer Gewalt von ihnen trennen. Dieses ist für die Untersuchung vom grössten Vorteil.

Die untere Gegend des Promontoriums ist, wie Denker (12) es auch hervorhebt, meist nicht vollkommen verknöchert, so dass die Kuppel der Schnecke nur durch zart mit Knochensubstanz durchzogenes Bindegewebe überdeckt erscheint, ein weiterer Umstand, der die Fixierung des Labyrinths etwas erleichtert. Auch prominiert die Schnecke etwas in die Paukenhöhle hinein, was die Orientierung bei der Präparation erleichtert. Die leichte Zugänglichkeit des Materials veranlasste mich, speziell das Labyrinth des Schweines einer näheren Untersuchung zu unterziehen und speziell das Cortische Organ und die anderen Nervenendstellen zu untersuchen. Nach Denkers Angabe misst die Basis des knöchernen Schneckenhohlraums 6,5 mm, seine Höhe beträgt 3,4 mm im Durchschnitt. Sie besitzt wenig mehr als drei Windungen. Diesen Maßen entsprachen auch die von mir untersuchten Objekte.

Bezüglich der Lage in den Dimensionen der Bogengänge kann ebenfalls auf die Angaben Denkers verwiesen werden.

Das häutige Labyrinth des Schweines schildert Retzius (40) nur in seiner äusseren Form, wie es durch Herauspräparieren bei Föten gewonnen wurde. Auf die feineren mikroskopisch-anatomischen und cytologischen Details geht er nicht ein.

Die Wandung des Labyrinths zeigt überall mindestens drei deutliche Schichten, das Epithel als Derivat des ursprünglichen Labyrinthbläschens, die wenig strukturierte Membrana propria und die sie weiter umhüllenden Bindegewebsschichten, in welchen sich die perilymphatischen Räume ausgebildet finden.

Das Bindegewebe des Labyrinths und speziell der perilymphatischen Räume hat eine genauere vergleichend-anatomische Schilderung durch Alexander (1) erfahren, der speziell auch dem hier vorkommenden Pigment seine Aufmerksamkeit zugewendet hat. Meine diesbezüglichen Beobachtungen stimmen mit

Alexanders Befunden vollkommen überein, so dass ich auf seine Angaben verweisen kann. Bezüglich der nicht weiter differenzierten Epithelauskleidung des Labyrinths möchte ich bemerken, dass sich bei Kali-Bichromat-Formol-Eisessig-Fixierung in seltenen Fällen kleine Diplosomen auffinden lassen, von denen eine äusserst zarte Geissel mit Innenfaden ausgeht. Letztere sehr zarten Gebilde stehen an der Grenze der Sichtbarkeit. Das äussere Diplosomenkorn liegt dicht an der Cuticula.

Unser Hauptinteresse nimmt das Epithel der Nervenendstellen in Anspruch, die Cristae der Ampullen, die Maculae sacculi und Utriculi und das Cortische Organ.

Das Epithel der Cristae (Fig. 26) ist zirka 40 μ hoch. Durch die Anordnung der Kerne der Sinnes- und Stützzellen in verschiedenen Höhen erscheint es als zweischichtig. Die Sinneszellen oder Haarzellen haben flaschenförmige Gestalt. Sie verjüngen sich von ihrem unteren, bauchigen Anteil bis zur cuticularen Platte, die sie an der freien Oberfläche tragen. Vollkommen gut fixierte Zellen, wie man sie nur leider selten zu Gesicht bekommt, zeigen, dass die unter dem Kopf der Zelle gelegene Verjüngung eigentlich nicht existiert und nur durch Schrumpfung bei der Fixierung zustande kommt. Gut erhaltene Zellen füllen den Raum zwischen den sie umgebenden Stützzellen vollkommen aus, ungenügend fixierte zeigen starke Schrumpfung des Protoplasmas, dabei liegt der Kern fast frei, nur von wenig Protoplasma umgeben; von diesem spannen sich nach allen Seiten feine Fädchen aus, welche den zentralen Zellteil mit der zarten Zellmembran verbinden, die in situ fest mit den Stützzellen verkittet zurückbleibt. Ich glaube, dass solche Bilder, die bei gleichzeitiger vorzüglicher Fixierung der Hörhaare, Cupula, der Kerne etc. nicht selten auftreten, den Autoren häufig Anlass zu Missdeutungen gegeben haben. Die grösste Breite der Haarzellen beträgt 10 μ oberhalb der Basis, ihre Länge 20 μ.

Die Kerne sind oval und messen in ihrer grössten Länge 7 μ. Die Hörhaare sind zahlreich, verkleben meist an ihrem oberen Ende, ihre Länge ist schwer zu bestimmen (die zentralen sind wohl die längsten), übertreffen jedenfalls die Zelle selbst an Länge bedeutend. Die Stützzellen, längliche, zylindrische Elemente mit breitem, pyramidenförmigem Fuss und Kopfteil sind 40 μ lang. Ihr Kern ist dem der Haarzellen recht ähnlich. Sie schrumpfen

weniger leicht als die Sinneszellen. Die Kopfplatte, ein unregelmässiges Polygon, ist mit den benachbarten Stütz- und Haarzellen durch starke Kittleisten verbunden, die basale Partie, die auf der Limitans inseriert, oft schwer abzugrenzen. Pigment fehlt beim Schwein im Epithel fast gänzlich. Faserige Stützstrukturen sind im Kopfteile der Stützzellen kaum angedeutet und niemals so distinkt zu färben wie in Stützzellen des Cortischen Organs.

Auf der Oberfläche des Epithels finden sich konstant jene eigenartigen, tropfenförmigen Gebilde (Fig. 29), die häufig durch ihre Form und die Färbbarkeit mit Eisenalaun an geschrumpfte Kerne erinnern. Eine Anzahl von ihnen entspricht vermutlich veränderten Leukocyten, einzelne vielleicht auch Erythrocyten, die Mehrzahl aber macht durchaus den Eindruck spezifischer Sekrettropfen, die aus den Epithelien stammen. Man trifft auch bei Embryonen schon solche Bildungen in tropfenförmigem Herausquellen aus allen Zellen des Ampullenepithels; später bleiben sie auf das Gebiet der Nervenendstellen beschränkt. Ob sie zur Cupulabildung in Beziehung stehen, ist nicht recht zu entscheiden, gewiss aber finden wir solche Tröpfchen in Zusammenhang mit der Cupula stehen.

Das Epithel der Maculae entspricht fast vollständig dem der Cristae mit dem Unterschiede, dass die Zellen etwas länger erscheinen und auch das ganze Epithel etwas dicker ist, zirka 54 μ.

Die Hörhaare, die etwas kürzer sind als in den Cristae, sind von allen Seiten gegen das Zentrum der Maculae hingeneigt.

Die zylindrischen Epithelien, welche sich neben dem eigentlichen Sinnesepithel befinden und den Übergang zum indifferenten Epithel bilden, das die Bogengänge auskleidet, gliedern sich in eine der Nervenendstelle nahe gelegene Zone sich wenig färbender Epithelien, welche sich konvex nach aussen vorwölben, und eine entfernter gelegene, dunkler sich färbende Zone, deren Begrenzungsfläche konkav gekrümmt erscheint (Fig. 26).

Die die Cristae und Maculae deckende Cupula, die man ja jetzt mit Sicherheit als präformiert ansehen kann, zeigt sich in Form einer feinkörnigen Gallerte, die in einem Abstand von 8—15 μ dem Epithel aufsitzt. Die Hörhaare ragen in sie hinein. In gewissen Fällen sieht man an ihrer unteren Grenze dünnere oder dickere Fäden, die mit der Oberfläche des Epithels verklebt erscheinen. Bei guter Fixierung erscheint die Substanz der Cupula

in ihrem dem Epithel zugewendeten Anteil gekämmert, d. h. es scheinen Partien sehr zarter Gallerte von etwas derberen kammerförmig abgeschlossen. Gegen den freien Teil der Cupula hin kann man auch noch eine durch Abwechseln dichterer und hellerer Partien zustande kommende parallele Streifung erkennen.

Die der Cupula der Maculae eingelagerten Otolithen sind sehr verschieden gross, und zwar liegen ganz regelmässig die grössten an der Peripherie der Otolithenmembran. Hier sind sie bis zu 10 μ lang (im Zentrum erreichen sie oft kaum 2 μ) und ihre Kristallform ist deutlicher ausgeprägt. Die Kalkkörperchen besitzen eine organische Grundlage, die auch nach der Entkalkung bei günstiger Färbung vollkommen ihre Gestalt erkennen lässt. Die faserige Struktur, die auf Flachschnitten in ziemlich regelmässiger Anordnung die Räume der Otolithenmembran umgibt, in welchen sich die Hörhaare befinden, erinnert stark an fibrinartige Strukturen. Ob sie im Leben präformiert ist, war nicht zu ermitteln.

Der Ductus cochlearis zeigt im wesentlichen alle Teile wie bei allen anderen Säugern.

Die Basilarmembran, die speziell durch ihre Auffassung als Resonanzapparat das physiologisch-anatomische Interesse fesselt, besteht aus drei Lagen (Fig. 5).

Die tympanalwärts gelegene, sogenannte tympanale Belegschicht, als Überbleibsel des die Scala tympani beim Fötus ausfüllenden Gallertgewebes, wird beim erwachsenen Tier aus flachen, häufig spindelförmigen Zellen gebildet, die fast überall in drei, nur selten in einer Schichte angeordnet erscheinen. Es gelingt nur schwer, zwischen ihnen die Zellgrenzen nachzuweisen, so dass es manchmal fast den Eindruck macht, als habe man es mit einem Syncytium zu tun. Die Längsachsen der Zellen und auch die ihrer länglichen Kerne stehen parallel zur Längsrichtung des Schneckenkanals. Die Kerne sind zirka 5 μ lang und 3 μ breit. Die tympanale Belegschicht umfasst beim Schwein immer nur ein einziges venöses Blutgefäss (Fig. 5), das vas spirale. Verdoppelungen dieses Gefässes, wie sie bei anderen Tieren vorkommen, sind mir beim Schwein nicht aufgefallen. Die mittlere Lage der Basilarmembran, die eigentlichen Basilarfasern, erscheinen als strukturlose Fasern, die nach den verschiedensten

Fixierungen in ihrem Verhalten gegen Farbstoffe grosse Übereinstimmungen mit der subepithelialen Membrana limitans zeigen, die wir an anderen Stellen des Labyrinthes finden. Sie zeigen keine feinere Struktur. Ihre Dicke beträgt nach aussen 6—8 μ, an den dünnsten Stellen zirka 2 μ.

Die Dicke der Basilarisfasern nimmt von unten nach oben in den Windungen merklich ab, in den obersten Windungen sind sie nicht über 1,5 μ dick.

Von den Elementen, die auf der Membrana basilaris aufsitzen, ist sie, wie bekannt, durch ein homogenes, strukturloses Häutchen getrennt. Unter diesen lassen sich in seltenen Fällen Kerne nachweisen. Die Fasern der Basilaris sind untereinander durch eine Kittsubstanz verbunden, die sich aber nicht nach Art anderer Kittsubstanzen färberisch darstellen lässt. Deshalb sind auch auf dem Querschnitt die Fasern der Basilaris schwer abzugrenzen.

Das Cortische Organ des Schweines bildet einen Spiralwulst von unregelmässig trapezförmigem Querschnitt. Wie bei anderen Säugern sind seine Gestalt und seine Dimensionen, sowie auch die Grösse der Elemente, die es zusammensetzen, in verschiedenen Windungen ungleich, wie besonders auf Radiärschnitten zutage tritt (Fig. 1—4).

Die folgenden Angaben beziehen sich auf besonders gut fixiertes und schonend entkalktes Material ausgewachsener Mastschweine. Als Kriterien für gute Konservierung galten neben der Erhaltung der ganzen architektonischen Verhältnisse im allgemeinen, die Konservierung der Haarzellen mit glatten Wandungen und gut abgegrenztem unterem Pol, gute Erhaltung der Nerven, der inneren Phalangen und der Grenzzelle Helds. Die angegebenen Dimensionen sind als Mittelwerte verschiedener Messungen aufzufassen. Der Querschnitt der häutigen Schnecke beträgt in seiner grössten Dimension, oberhalb der Insertion der Lamina basilaris gemessen:

in der Basalwindung	1360 μ
„ „ zweiten Windung . . .	960 μ
„ „ dritten Windung . . .	912 μ
„ „ vierten Halbwindung .	560 μ

Die Dimensionen der in diesen Windungen ausgespannten Fasern der Membrana basilaris betrugen, von der Habenula perforata zur Ansatzstelle am Ligamentum spirale gemessen:

in der Basalwindung	. . . .	168 μ
„ „ zweiten Windung	. . .	200 μ
„ „ dritten Windung	. . .	256 μ
„ „ vierten Halbwindung	.	304 μ

Es sind bei diesen Messungen, die an Radiärschnitten vorgenommen wurden, wie ich ausdrücklich erwähnen möchte, die basalste und oberste Partie des Schneckenkanals aus technischen Gründen nicht berücksichtigt. Damit würde die grösste Breitendimension des häutigen Schneckenkanals ungleichmässig, um mehr als die Hälfte, von unten nach oben abnehmen, die Membrana basilaris und mit ihr das auf ihr ruhende Cortische Organ um das Doppelte etwa an Breite zunehmen, was hinter den bei andern Säugern beschriebenen Verhältnissen zurückbleiben würde.

Auf der Membrana basilaris ruhen nun alle jene eigenartigen Gebilde, die durch Differenzierung aus dem gewulsteten Zylinderepithel hervorgehen, das in frühen Embryonalperioden diese Stelle einnimmt. Diese Elemente zeigen, so sehr sie von der gewöhnlichen Form von Epithelien abweichen, doch noch immer gewisse Charaktere von solchen, speziell was die Lage von Kern und Diplosom betrifft.

Es ist eine durch die ganze Tierreihe verbreitete Erscheinung, dass Sinnesorgane und Zentralorgane sich aus Epithelien zylindrischer Form in der Weise entwickeln, dass die einen sich zu Sinneszellen oder Nervenzellen, die zwischen ihnen gelegenen Epithelien sich zu Stützzellen, respektive Gliazellen dadurch entwickeln, dass gewisse fadenartige Stützstrukturen in ihnen sich ausbilden. Das Säugerlabyrinth zeigt diese Erscheinung bloss in höchster Ausbildung, und während wir in Sinnesorganen niederer Tiere nur ganz einfache Stützstrukturen finden, zeigen sich hier jene komplizierten Gebilde, jene Tragbogen, wie sie Held bezeichnet hat, die durch den Zusammenhang der Stützstrukturen der Pfeilerzellen einerseits, der Deitersschen Zellen, Innenphalangen und Grenzzellen anderseits zustande kommen.

Die Pfeilerzellen des Schweines zeigen im allgemeinen dieselbe Struktur, wie sie von Retzius (41), später von Joseph (22), in neuester Zeit wieder von Spee (44) und Held (20) beschrieben worden ist; sie zeigen aber einige interessante und charakteristische Abweichungen von den Bildern, welche vom

gleichen Objekt, meistens vom Meerschweinchen, Maus und Katze gegeben wurden. Beide Pfeilerzellen stehen auf der Basalmembran mit ihren unteren Flächen so orientiert, dass eine durch die Mitte ihres Kopfteils gelegte Ebene, die zugleich — gewöhnlich, aber nicht immer – ihre Symmetrieebene darstellt, radiär die Schneckenachse trifft. Die nach innen gewendete Konvexität der Aussenpfeilerzelle greift in die nach aussen gewendete Konkavität der Innenpfeilerzelle derart ein, dass sich die Zellen gegenseitig zu stützen scheinen. Schon die ersten Beschreiber dieses Lageverhältnisses und viele spätere haben offenbar infolge einer ganz grob morphologischen Analogie dieses Bildes mit gewissen Gelenken, z. B. dem Hammer-Amboss-Gelenk, einen in ähnlicher Weise mit einer geringen Bewegungsmöglichkeit ausgestatteten zellulären Gelenkmechanismus darin vermutet. Erst die neueren Untersuchungsmethoden, die die Zellen besser konservierten und eine genaue Darstellung der Kittsubstanzen erlaubten, haben gezeigt, wie schon Held ausführlich darlegte, wie irrig diese Vorstellung war, da dieselbeu durch eine gut ausgebildete Kittmasse fest verbunden erscheinen. Die Verbindung der Zellen ist eine so feste und innige, dass bei schlechter Konservierung und verschiedenen mechanischen Insulten alle anderen Bestandteile des Cortischen Organs eher ihre Lagebeziehungen ändern oder getrennt werden, als gerade die beiden Pfeilerköpfe. Diese schliessen einen Winkel miteinander ein, der an der Basis der Schnecke spitzer ist, in den distalen Partien des Cortischen Organs der höheren Windungen stumpfer wird.

Die beiden Pfeilerzellen berühren sich aber nicht nur mit ihren Kopfteilen, sondern auch mit dem basalen Anteil (Fig. 5, 6, 7). Das eigentliche Zellprotoplasma, das als Matrix der faserigen Bildungen, die vorzugsweise ins Auge fallen, in ganz zarter Schicht bis zur streifig cuticulären Deckplatte reichen, den ganzen Pfeiler umhüllt, sitzt basal sehr breit auf der Lamina basilaris auf, so dass sich die fast zum Verschwinden verdünnten Zellkörper in der Mitte des Tunnelraums treffen, was man besonders an zur Basilaris parallelen Schnittserien an den Kittlinien deutlich wahrnehmen kann. Von der Mitte des Tunnels hebt sich das Protoplasma auf dem Radiärschnitt in Form eines sphärischen Dreiecks gegen den mittleren Teil des Pfeilers empor. In der Mitte dieses Dreiecks findet sich der Kern.

Das Protoplasma erscheint meist homogen. In einigen Fällen aber — vielleicht unter Einfluss fixierender Reagentien — finden sich längs der ganzen Oberfläche der Zelle kleinste, stark lichtbrechende Körnchen. Im Innern dieses Protoplasmas liegen die Faserstrukturen, die den Pfeiler bilden. Es sind, wie es Retzius, Spee, Joseph und Held beschrieben haben, glatte, mit Fuchsin, Eisenhämatoxylin etc. intensiv sich färbende Fasern; sie setzen sich an der Kittmembran oberhalb der Radiärfasern der Membrana basilaris mit einer kleinen, dreieckigen Verdickung fest, bilden zusammenstrebend einen Kegel, ziehen dann näher zusammen, um im Halsteil des Pfeilers eine Strecke weit parallel zu verlaufen. Innerhalb des basalen Faserkegels findet sich ein kleiner, anscheinend homogener, pyramidenförmiger Einschlusskörper, der die Farbe zwar festhält, aber nicht so intensiv gefärbt ist wie die Faser selbst; er scheint hier manchmal frei zu liegen, wie man es bei anderen Tieren, besonders dem Meerschwein, so häufig sieht, gewöhnlich aber entspringen Fasern aus ihm. Zuweilen finden sich zwei und mehr basale Einschlusskörper, aus denen dann Fasern hervorgehen. Im Kopfteil weichen die parallelen Fasern des Halses wieder auseinander. Schliesslich biegen sie im Innenpfeiler nach verschiedenen Richtungen ab (Fig. 21), zum Teil ziehen sie gegen die konkave Fläche und setzen daselbst mit kleinen dreieckigen Verbreiterungen sich an die Oberflächenmembran an, welche eine parallele Streifung zeigt. Im Kopfteil des Aussenpfeilers findet sich dann ein zweites, spärlich entwickeltes Fasersystem, das in den Phalangenfortsatz hineinzieht; seine Fasern setzen sich an dem ruderplättchenartigen Ende desselben, das von innen an den Kopf der Haarzellen der zweiten Reihe anstösst, mit dreieckigen Plättchen an. Nach innen zu, gegen den Kopf der inneren Haarzelle hin, stützen sich diese Fasern auf einzelne der Stützfasern des zuerst beschriebenen Systems, mit ihnen einen spitzen Winkel bildend (Fig. 8). Dicht am äusseren Rande der Phalangenplatte finden sich unter der Oberfläche die beim Schwein äusserst kleinen und schwer wahrnehmbaren Diplosomen. Häufig findet sich am Aussenpfeiler, in der Mitte des Halsteils, eine ovale Verdickung des umhüllenden Protoplasmas mit reichlichen Einlagerungen von Pigment und anderen Körnchen. Jene charakteristischen Einschlusskörper, die schon von Waldeyer (45) erwähnt wurden und speziell in ihrer

Ausbildung bei den Nagern von Joseph (22) geschildert wurden, liessen sich beim Schwein nicht finden. Manchmal aber erhält man den Eindruck, als ob die Seitenteile des Aussenpfeilerkopfs an beiden Seiten durch eine dunkle Masse begrenzt wären. Bei guter Fixierung und gelungener färberischer Differenzierung sieht man dann die seitliche Begrenzung des Aussenpfeilerkopfes in Form einer vielfach unregelmässig gelochten Platte (Fig. 10), die in ihrem Aussehen mit einer gefensterten Membran (Fig. 21) Ähnlichkeit hat. Diese Membran erscheint nach innen durch Fortsetzung der Pfeilerfasern, die in ihr weiter verlaufen, rippenartig verstärkt. Dieses Verhalten bedingt das eigenartige Bild, das der Aussenpfeilerkopf auf Querschnitten bietet, indem dann ein hellerer innerer Raum von einem dunklen Saum mit nach innen gewendeten Zacken, den Querschnitten der oben erwähnten Rippen, umsäumt erscheint (Fig. 9).

Der Innenpfeiler ist im wesentlichen ähnlich gebaut wie der Aussenpfeiler. Er enthält ebenso reichliche Fasern wie jener und ist wie er im Halsteile auf dem Querschnitte rechteckig. Während aber der Kopf des Aussenpfeilers als Konvexität sich darstellt, bildet der des Innenpfeilers eine löffelartige Konkavität, welche den Aussenpfeiler überdeckt. Die Fasern ziehen gegen die Konkavität zu und setzen sich mit dreieckigen Endplättchen an der konkaven Oberfläche an. Ein Teil von ihnen — die in der Mitte gelegenen — ziehen in den nach aussen liegenden Teil des Kopfes, in die flache Platte, welche sich an die Haarzellen der ersten Reihe anlegt und setzen sich hier an (Fig. 21). Sie verleihen dieser Platte bei der Ansicht von oben ein parallelstreifiges Aussehen. Ein kleiner Teil der Fasern, die zu innerst gelegenen, ziehen in einen nach einwärts, zwischen die inneren Haarzellen hineinragenden spitzen Fortsatz, den Held Innenschnabel nennt, um hier, etwas unter dem Niveau der Köpfe der inneren Haarzellen, zwischen ihnen an der Membran zu enden. Auch im Innenpfeiler finden sich beim Schwein keinerlei Einschlusskörper. Am Rande, gegen die Haarzellen hin, zeigen sich die winzigen Diplosomen.

Auf dem Querschnitt zeigt der Innenpfeilerkopf eine eigentümliche, mäanderartige Figur, die durch ineinandergreifende, heller und dunkler gefärbte Substanzportionen gebildet wird (Fig. 11, 12). Durch den Innenschnabel bildet die innere Pfeiler-

zelle, auch von der Seite her, eine Stütze der inneren Haarzelle; dabei kommen, wie schon Held hervorgehoben hat, verschiedene Varianten vor, indem der zwischen zwei Haarzellen gelegene Schnabel manchmal von zwei Pfeilerköpfen gebildet wird, ein anderes Mal ein Pfeilerkopf sich an der Bildung zweier Schnäbel beteiligt und so den Kopf der Haarzelle mehr als zur Hälfte umfasst (Fig. 9, 11).

Mit grosser Deutlichkeit konnte ich beim Schwein jenes Zellelement sehen, das Held zuerst genauer beschrieben und als „Innenphalange“ bezeichnet hat (Fig. 5). Es entspricht vollkommen der Beschreibung, die er davon gegeben hat. Der Zellkörper, dem einer zweiten Deitersschen Zelle vergleichbar, nur schmaler, setzt sich nach innen vom Innenpfeiler auf der Membrana basilaris an. Der Mittelteil ist bald schlank und deutlich, bald wieder infolge der Quellung bei der Fixierung breiter und wenig scharf begrenzt. Die Kopfplatte ist sehr klein und schmal und besitzt nicht die typische Form der äusseren Phalangenplatten; der nach innen gewendete Rand ist rund, der nach aussen gewendete mehr spitz und überdeckt, dicht aufliegend dem Innenschnabel der inneren Pfeilerzelle (Fig. 14). Die Kopfplatte enthält Diplosomen. Unter dem Kopfteil sieht man die Andeutung einer Stützfaserstruktur, sie scheint aber nicht bis in den basalen Teil der Zelle hinabzureichen, der sehr vergänglich ist und deshalb einen Maßstab für den Erhaltungszustand des ganzen Präparates abgibt. In seltenen Fällen finden sich beim Schwein auch zwei Innenphalangenzellen zwischen zwei Haarzellen eingeschaltet (Fig. 13). Der Kern, der mit dem basalen Protoplasma leicht Veränderungen unterliegt, ist chromatinarm, etwas oval, etwa 5 μ lang.

Die innere Haarzelle ist in eigenartiger Weise in den Aufbau des Cortischen Organs eingefügt. Ihr Kopfteil wird einerseits, und zwar nach aussen hin, von den Köpfen der inneren Pfeilerzellen, seitlich von deren Innenschnabel gestützt. An diese schliessen sich die Phalangenzellen an und weiter nach innen Zellelemente, die Held als Grenzzellen bezeichnet (Fig. 14). Schwieriger ist es, die Einfügung des unteren Pols der Haarzelle zu erkennen. Phalangenzelle und Grenzzelle, die diesen hier einschliessen, zeigen nur ausnahmsweise klar ihre Konturen; ein dem Stützkelch der äusseren Deitersschen Zellen homologes Gebilde ist nicht vorhanden (Fig. 5, 21). Nur die in der Grenz-

zelle gelegenen Fasern, die deren der Haarzelle zugewendete Fläche verstärken, bilden eine sichtbare Stützstruktur für den seitlichen Teil. Ihr unterer Pol scheint also wenigstens in seinem Mittelteil frei über dem schmalen, freien Raum zu liegen, der die aus der Habenula perforata kommenden, marklosen Nerven aufnimmt. Gerade dadurch, dass der untere Teil der Zelle teilweise an andere Elemente grenzt, im übrigen aber frei ist, ist er speziell bei Einwirkung der fixierenden Flüssigkeiten unregelmässigen Verzerrungen ausgesetzt; man erhält deshalb bei vielen Tieren fast niemals tadellose Fixierungsbilder dieser Zellen, so dass manche Forscher von basalen dendritenartigen Verzweigungen sprechen. Beim Schwein macht sich dieser Übelstand wenig bemerkbar.

Die innere Haarzelle (Fig. 5, 21) steht in ihrer Längsrichtung in einem spitzen Winkel zur Schneckenachse und zum inneren Pfeiler. Ihr Kopfteil ist etwas grösser als der der äusseren Haarzellen, er ist rundlich und enthält eine offenbar cuticulare Bildung, den sogenannten Kopfeinschluss, der auf dem Flächenbild unregelmässige Fortsätze zeigt, die ihn mit dem starken Randreifen verbinden (Fig. 11). Der Kopfeinschluss trägt die Hörhaare in einem charakteristischen, ganz flachen Bogen angeordnet. Ihre Zahl beträgt beim Schwein 14—17. Die Hörhaare sind, wie im Gegensatz zu den meisten geläufigen Darstellungen Held zum erstenmal es richtig dargestellt hat, nicht gleichmässig dick, sondern besitzen an der Basis einen kaum sichtbaren, feinen Teil, mit dem sie in die Zelle eingefügt sind; auf diesen folgt ein dickerer, stark färbbarer Abschnitt, dann ein längeres, weniger färbbares Stück, das mit einer kleinen, keulenartigen Verdickung endet (Fig. 25). Die Haare stehen, nach innen geneigt, in derselben Richtung wie die äusseren Pfeiler, so dass man auf Schnitten in einer gewissen Richtung sehr häufig die äusseren Pfeiler der Länge nach getroffen sieht und in ihrer Verlängerung einen Abschnitt des Innenpfeilerkopfes und der inneren Haarzelle mit den der Länge nach getroffenen Hörhaaren (Fig. 25).

Die Kopfplatte enthält in einem der vom Einschlusskörper freigelassenen, helleren Räume ein centrosomartiges Körnchen (Fig. 11). Der Halsteil der inneren Haarzelle verdickt sich

langsam gegen den basalen Teil zu, um wenig oberhalb des Kerns die grösste Breite zu erreichen. Das Protoplasma erscheint gewöhnlich ziemlich homogen; kopfwärts, bezw. basal gelegene Portionen des Protoplasmas, die dem Hensenschen und dem Retziusschen Körper entsprechen würden, sind nicht mit Sicherheit zu differenzieren. Dagegen findet man gelegentlich auch in Fällen, wo eine sehr gute Konservierung vorzuliegen scheint, d. h. die Zelle ohne jede Schrumpfung und Vakuolisierung mit vollkommen runder Basis von einer ganz glatt gespannten Oberflächenmembran umgeben erscheint, im Protoplasma ein mit Eisenhämatoxylin färbbares, feinmaschiges Gitterwerk, das, im Farbenton mit ihnen übereinstimmend, sich direkt in die an der Basis mit kleinen Knöpfen ansetzenden, marklosen Fäserchen fortsetzt und wahrscheinlich, wenigstens teilweise, dem mit der Silbermethode darstellbaren Neurofibrillengitter im Zellkörper entspricht (Fig. 21). Der Kern ist kugelrund, wenig strukturiert, und enthält wenige Körnchen und einen kleinen Nucleolus. Bei bester Fixierung findet man leicht auch auf dünnen Schnitten mehrere Nervenfäserchen, die mit leicht welligem Verlauf an die Zellbasis herantreten. Hier zeigen sie deutliche, kleine Knöpfchen, die aber beim Schwein nur wenige protoplasmatische Körnchen mitzuführen scheinen, so dass es mir nicht gelang, ein typisches Neurosomenbild im Sinne von Held hier zu sehen. Die Verdickungen zeigen wahrscheinlich die Stelle an, wo die Perifibrillärsubstanz des Achsenzylinders aufhört und die Fibrillen des Nerven in diejenigen des Sinneszellkörpers übergehen (Fig. 5, 21).

Nach einwärts, gegen den Sulcus spiralis hin, wird die innere Haarzelle durch das Element, das Held „Grenzzelle“ genannt hat, gestützt, bezw. teilweise überdeckt. Wie Held selbst bemerkt, hat er bei den von ihm untersuchten Objekten Maus, Meerschwein, Hund, Katze, eigentliche Stützfasern darin nicht differenzieren können, hat es aber doch ganz richtig als Stützelement aufgefasst. Diese Zelle, die im Bau an die Elemente erinnert, welche nach aussen den Abschluss des Cortischen Organs bilden, ähnelt stark der innersten Reihe der Hensenschen Zellen. Ihre meist rechteckige Kopfplatte schliesst sich an die Kittleiste der inneren Haarzelle und Innenphalangen an, nach innen an die flachkubischen Zellen des Sulcus spiralis. In ihrem Mittelteil ist die Zelle flach konkav-konvex, so dass ihre Konkavität die

Wölbung der inneren Haarzelle aufnimmt. Basal sitzt sie, sich verbreiternd, innerhalb der Habenula perforata auf (Fig. 5, 21). Eine die Basis der inneren Haarzelle stützende Struktur ist nicht zu sehen, dagegen gelang es mir, Stützfasern unter der nach aussen gewendeten, konkaven Zellmembran nachzuweisen. Diese setzen sich in der Zahl von drei an die haarzellenwärts gelegene Kittleiste an, zeigen im Verlauf nach unten Verbindungen untereinander (Fig. 14), in der Basis der Zelle kann man sie schwer unterscheiden. Bei der Form und Lagerung der Grenzzelle ist es schwer, die Faser zu sehen; am besten gelingt es auf Schnitten, die der Reisnerschen Membran parallel gerichtet sind. Wie bei der inneren Phalangenzelle ist beim Schwein auch an der Grenzzelle bei guter Fixierung die Membran erhalten und das Bild der sog. Körner Waldeyers (45) kommt hier nicht so leicht zustande wie bei anderen Tieren.

An die Grenzzelle schliessen, sich abstufend, die Zellen des Ductus spiralis an, die, in Form unregelmässiger Polygone aneinanderstossend, den Hohlraum auskleiden. Sie haben ein undifferenziertes, homogenes, leicht vakuolisierbares Protoplasma. In einer Ecke der oberflächlichen Platte findet man unschwer das Diplosom.

Die Deitersschen Zellen sind ein vielumstrittenes Objekt. Die Kenntnis ihrer eigentlichen Form ist erst eine Errungenschaft der neueren Forschung und der verfeinerten Untersuchungsmethodik. Dadurch, dass es nicht möglich ist, durch sie in irgend einer Richtung eine Symmetrie-Ebene zu legen, unterscheiden sie sich von den meisten übrigen Zellen der Wirbeltiere. Die Vorstellungen, die sich die verschiedenen Untersucher, von Deiters (9) angefangen, über ihre Form und ihr Verhältnis zu den Sinneszellen gemacht haben, waren sehr wechselnde, und erst die Vergleichung ihrer Form bei vielen Säugern und die Untersuchung mit den verschiedensten Methoden konnte es aufklären, wie so entgegengesetzte Meinungen sich bilden konnten. Dass die früher geläufige Vorstellung: dass die Deitersschen Zellen und die Haarzellen Zwillingszellen seien, oder dass die Haarzellen neben den Deitersschen Zellen auf der Lamina basilaris aufstünden, nicht mehr zu Recht besteht, ist den Forschungen von Retzius (40), Spee (44) und Katz (25) zu danken. Ihre eigentliche Form und ihre Struktur ist aber in voll-

kommen richtiger Weise zuerst von Held (20) aufgeklärt worden. Ich möchte hier gleich bemerken, dass die Angaben Helds, die er in seiner ausgezeichneten Arbeit bezüglich der Stützsubstanz, vor allem bei Meerschwein und Maus, macht, bei diesen Objekten sich bis ins kleinste Detail wiederfinden liessen, und dass auch beim Schwein, beim Pferd, den Wiederkäuern, bei Fledermäusen und Insektenfressern die Verhältnisse ganz ähnliche sind, mit einigen charakteristischen Eigentümlichkeiten, die zunächst, speziell vom Schwein, hier geschildert werden sollen.

Die Deitersche Zelle sitzt mit ihrer Basis in der Form eines unregelmässigen Polygons auf der oberen Grenzschicht der Membrana basilaris. Von hier erhebt sich der untere Teil der Zelle in einem spitzen Winkel, der der gleiche ist, den die äusseren Haarzellen mit der Schneckenachse einschliessen (Fig. 5, 15—19). Die Zelle ist im unteren Teil, dadurch, dass sie mit den Flächen der Nachbarzellen zusammenstösst, prismatisch. Etwa in halber Höhe der Zelle, dicht unterhalb des unteren Poles der Haarzellen, teilt sich das Protoplasma in zwei ungleiche Fortsätze. Der eine, breite Fortsatz wurde von Held als „unterer Kopf“ bezeichnet. Er umschliesst den unteren Haarzellenpol und bildet für ihn eine Stütze, der andere Fortsatz läuft schmal zu und liefert ein eigenartiges Gebilde, den oberen Kopf der Deitersschen Zelle oder den Phalangenfortsatz, einen langen, schmalen, 1—2 μ breiten Protoplasmafaden, der schliesslich, mit der Phalangenplatte endend, zwischen dem Kopfe der Haarzellen sich einfügt (Fig. 15). Das Protoplasma der Zelle erscheint wenig strukturiert, zeigt häufig Vacuolen, auch ist die zarte Zellmembran leicht Faltungen unterworfen. Der wenig strukturierte, im unteren Drittel gelegene, runde, etwa 5 μ breite Zellkern zeigt ein kleines Kernkörperchen. Das Protoplasma umschliesst höchst eigentümliche Differenzierungen, fädige Bildungen, die durch ihre Form und Anordnung, sowie durch die optische und färberische Übereinstimmung mit den Fasern der Pfeilerzellen ohne weiteres den Eindruck von Stützfibrillen machen. Diese Fäden — es ist ein ganzes Bündel — entspringen in der Mitte der Zellbasis, oft scheinbar miteinander verschmolzen, mit einem kleinen, kegelförmigen Fuss (Fig. 17, 18); sie durchziehen die Zelle, ein wenig zur Längsrichtung geneigt, und häufig etwas gewunden. Der basale Teil des Faserbündels, der sog. „Retziussche

Faden", teilt sich nun unterhalb der Stelle, an der das Protoplasma sich in die beiden Fortsätze spaltet; ein Teil der Fasern zieht in den unteren Kopf der Zelle und bildet hier, sich verbreiternd, eine eigenartige Figur, den sog. Stützkelch (Fig. 15, 16).

Vier bis fünf unterscheidbare Fasern weichen nämlich mit dreieckigen Verbreiterungen auseinander und bilden, bald mit einem glatten Rand nach oben abschliessend, bald durch Querbrücken miteinander verbunden (Fig. 23), einen zu drei Viertel die Basis der äusseren Haarzelle umschliessenden Kelch, der, mit einem Viertel nach innen zu, dort, wo von den Spiralnervenzügen die Fäserchen an die Basis der Haarzelle herantreten, offen bleibt. Der Kelch scheint die deutliche Membran der Haarzellen ganz dicht zu umschliessen, an günstigen Stellen aber sieht man, dass die Kelchfasern nicht die eigentliche Oberfläche der Deitersschen Zelle erreichen, sondern von allen Seiten von einem äusserst feinen Protoplasmaüberzug überdeckt sind. Der zweite Teil des von der Basis entspringenden Faserbündels zieht in den oberen Fortsatz der Zelle zur Phalange. Hier sind die Fasern meist so dicht aneinander gelagert, dass sie zumeist eine optische Einheit bilden. Erst im oberen Teil, wo eine pyramidenförmige Verbreitung des Protoplasmas sich an die längsovale oder biskuitförmige Phalangenplatte anschliesst, weichen sie meist in der Zahl von drei auseinander und setzen sich an den Randreifen der Platte, wie alle Stützfasern, mit dreieckigen Verbreiterungen an (Fig. 18, 19). Die eben beschriebene Anordnung der Stützsubstanz ist typisch, besonders für die erste und die Hälfte der zweiten Windung beim Schwein. Variationen ergeben sich insofern, als die Faserportion des Phalangenfortsatzes bald mehr basal (Fig. 16), bald mehr kopfwärts sich von den Kelchfasern trennt, manchmal auch an der Bildung des Kelches sich beteiligt, so dass dann der Phalangenfortsatz seitlich aus dem Kelchrand zu entspringen scheint (Fig. 15). Zuweilen, wie dies schon Held bemerkte, liefert eine Deiterssche Zelle zwei Kelche (Fig. 17), seltener beteiligen sich beim Schwein zwei Zellen an der Bildung eines gemeinsamen Kelches. Die Einfügung des Phalangenfortsatzes in das Mosaik der Membrana reticularis (Fig. 20) erfolgt derart, dass er, von seiner Zelle entspringend, nicht neben die von dem zugehörigen Kelch gestützte Haarzelle sich einfügt, sondern häufig mit deutlichen, winkeligen Biegungen an mehreren nächstgelegenen Zellen (zum Unterschied

von anderen Tieren sind es meist zwei bis drei) vorüberzieht und dann erst sich zur Platte aufwärts wendet.

Während in der Basalwindung die zu äusserst gelegene Reihe der Deitersschen Zellen nur wenig in ihrer Gestalt von den inneren abweicht, ist in den höheren Windungen diese Zelle, wie es Held beim Meerschwein und Hund geschildert hat, zu einem „Tragbogen“ ausgebildet, indem ihr oberer dünner Fortsatz bogenförmig sich krümmt und dadurch zwischen ihr und der äussersten Haarzelle ein grösserer Hohlraum zustande kommt. Dabei ist ihr Stützfasersystem anders ausgebildet, als das der übrigen Deitersschen Zellen. So stark abweichende Formen, wie sie Held vom Meerschwein abbildet, zeigen diese Zellen beim Schwein allerdings nicht, immerhin eine auch etwas grössere Anzahl von auseinander weichenden Stützfasern und einen runden Phalangenfortsatz, an dessen Randreif sich fünf bis sechs Fasern in Blumenkelchform ansetzen (Fig. 19).

In ihrem gesamten Aufbau bilden die Pfeilerzellen mit den Deitersschen Zellen und den Innenphalangen und Grenzzellen jenes bogenförmige Aufhängungssystem für die eigentlichen Sinneselemente, wie dies in ausgezeichneter Weise Held dargestellt hat. Dabei ist zu bemerken, dass die Haarzellen nicht nur aufgehängt, bei ihrer besonders festen Verkittung mit den Phalangenfortsätzen einerseits, mit den Stützkelchen andererseits, sondern als frei ausgespannt betrachtet werden müssen und vor gegenseitiger Berührung, sowie Druck und Zug in der Längsrichtung besonders geschützt erscheinen.

Die äusseren Haarzellen sind beim Schwein, im Vergleich zu andern Säugern, in allen Dimensionen ziemlich stark entwickelt, ihre Einfügung ins Cortische Organ ist sehr kompliziert, man muss von Aufhängung oder Ausspannung sprechen. Der Kopf der Zelle sitzt in einem zur Schneckenachse offenen spitzen Winkel, in einem Rahmen, der, wie bekannt, bei den Haarzellen erster Reihe vom ruderblattartigen Phalangenfortsatz der äusseren Pfeilerzelle nach innen, von den anderen Seiten aber (bei der zweiten und dritten Reihe von allen Seiten) von den Phalangenplatten und ihrem Kittleistensystem gebildet wird. Diese Befestigung ist, wenn man den schmalen Raum in betracht zieht, an dem sie erfolgt, eine äusserst feste zu nennen. Mit ihrer Basis

reicht die Zelle, die bei guter Konservierung vollkommen zylindrisch und mit einer recht widerstandsfähigen, glasigen, prallgespannten und vollkommen glatten Zellmembran versehen ist, bis in den oben beschriebenen Kelch der Deitersschen Zelle (Fig. 16), in den höheren Windungen bis an das den Kelch vertretende Stützpolster (Fig. 18, 19). Hier ist die Zelle mit der Substanz der Deitersschen Zelle auch verkittet und zwar so fest, dass sie sich auch in Zupfpräparaten kaum jemals von ihr trennt und dadurch den Anlass zur Vorstellung von Zwillingszellen gegeben hat. Es ist wohl der einzige bekannte Fall, in dem eine Zelle, an beiden Polen befestigt, sonst frei in der Körperflüssigkeit aufgehängt erscheint. Dieser Umstand ist bei der theoretischen Verwertung der anatomischen Verhältnisse im Cortischen Organ bisher viel zu wenig beachtet worden.

Der Kopf der Haarzelle wird von einer cuticularen runden Platte gebildet, welche mit etwas verdickten Rändern über die zylindrische Seitenfläche der Zelle hinabgreift und ihr wie ein Deckel aufsitzt, ringsum durch Kittleisten mit den oben erwähnten Phalangenfortsätzen verbunden. In der Mitte der Platte befindet sich der Kopfeinschluss, ein meist homogen und dunkel sich färbender Körper von vielleicht cuticulärer Provenienz (Fig. 21, 22). Er besitzt auf dem optischen Querschnitt die Form eines gleichschenkeligen Trapezes, mit der längeren Kante gegen die freie Fläche hin gewendet. Bei Betrachtung von der Fläche her gehen auch bei bester Konservierung ganz konstant radiäre, gefärbte Fortsätze vom Einschlusskörper zum Randreifen der Kopfplatte. Zwischen letzteren bleiben hellere Räume frei; in einem dieser Räume findet sich — wie Spee (44) und Held (20) auch bei ihren Objekten schon es fanden — ein einfaches Korn, wahrscheinlich ein Zentralkörper. Weitere Zentralkörper im Protoplasma der Zelle oder dem Einschlusskörper zu differenzieren, war mir nicht möglich. Auf dem Einschlusskörper inserieren, in einem Hyperbelbogen angeordnet, die Hörhaare, 14, 16—18 an der Zahl. Es ist nicht ganz leicht, sie zu zählen, da kaum jemals alle Haare oder deren Querschnitte bei genügender Vergrösserung in eine optische Linie zu liegen kommen. Die Hörhaare, etwa $^1/_5$ μ dick und durch noch schmälere Zwischenräume getrennt, entsprechen im Bau vollkommen der Beschreibung Helds. Ihr unteres, frei auslaufendes Ende ist so spitz, dass man auch mit den besten

Objektiven seine eigentliche Insertion in die Zelle kaum wahrnehmen kann.

Diese Befestigungsweise bringt es mit sich, dass schon ein geringes Schrumpfen des Celloidins im Schnitt oft die Haare von der Zelle losreisst. Untereinander sind diese Haare, auch desselben Zellelements, nicht gleich lang, zum Unterschied von denen der inneren Haarzelle. Die in der Mitte des Bogens stehenden sind am längsten. Der basale, dickere Teil der Haare hält lange die Farbe zurück, der periphere, schmale weniger. Dieser Unterschied ist bei Osmiumfixierung nicht ausgeprägt. Die Haare stehen gegen die Längsachse der Schnecke etwas mehr geneigt als die Achse der Zelle selbst. Das Protoplasma der Haarzelle beansprucht besonderes Interesse. Da alle Wahrscheinlichkeit dafür spricht, dass wir hier den Ort zu suchen haben, wo die Schallenergie selbst, oder nachdem sie irgendwie in mechanische Energie umgewandelt wurde, jenen uns noch unbekannten Vorgang veranlasst, den wir als Nervenerregung bezeichnen, erscheint hier auch das kleinste morphologische Detail, wenn es nur konstant ist, wichtig.

Die meisten bisherigen Untersucher haben das Protoplasma der Haarzelle als homogen geschildert, speziell hat Retzius und in neuester Zeit Held dies auch bei Besprechung des frischen Objekts betont. Tatsächlich erscheint auch bei den meisten Fixierungen das Protoplasma der Haarzelle homogen, nur manchmal finden sich einzelne Körnchen, die die Farbe etwas stärker zurückhalten. In einzelnen, besonders günstigen Fällen aber, nach Fixierung mit Kalium-Bichromat-Formol-Eisessig, zeigt das Protoplasma eine fein fibrilläre Struktur; einzelne deutliche grössere Maschen werden von feinsten Fibrillen im ganzen Zellkörper gebildet, es ziehen solche am Kern vorbei; in besonderer Mächtigkeit und eng aneinander gereiht findet man sie im untersten Teil der Zelle, so dass bei partieller Färbung dieses Zellabschnittes jener Komplex hervortritt, der dem an diesem Ort beschriebenen Retziusschen Körper entspricht (Fig. 22).

Es gelang mir leider nicht, bei erwachsenen Tieren und speziell beim Schwein mit der Methode Cajals jene den ganzen Körper der Haarzelle durchsetzenden Gitterwerke darzustellen, die ich bei Embryonen und wenige Tage alten Nagern — wie weiter unten geschildert werden soll — als ganz konstant und

mit den Neurofibrillen der Achsenzylinder in direkter Verbindung, nachweisen konnte. Es sind leider für die erwachsenen Tiere, wie in der technischen Einleitung geschildert wurde, die bisherigen Methoden nicht ausreichend.

Dass aber konstante Strukturen wohl vorhanden sein können, wenn auch viele gute Fixierungs- und Färbungsmethoden sie niemals zeigen, dafür ist der sogenannte Hensensche Körper im oberen Teil der Haarzelle ein ausgezeichnetes Beispiel. Während die Kalium-Bichromat-Eisessig-Methode davon nichts zeigt, Sublimatfixierungen nur selten ihn zur Darstellung bringen, ist er leicht und konstant in allen äusserern Haarzellen nach Fixierung und Entkalkung mit Trichlormilchsäure und Trichloressigsäure nachzuweisen. Es findet sich nämlich dann unterhalb der Kopfplatte und manchmal anscheinend sie erreichend ein Paket von ziemlich dicken, ganz intensiv gefärbten, spiralig ineinander gewundenen und geschlängelten Fäden, zwischen denen auch manchmal Querbrücken auffallen. Sie lassen sich bis gegen den Kern, nicht aber unterhalb desselben verfolgen (Fig. 24). In Silberpräparaten finden wir neben den Neurofibrillen, die schwarz gefärbt sind — wie ich schon in einer früheren Publikation anführte — an der Stelle des Hensenschen Körpers ein aus braunen, untereinander verbundenen, feinkörnigen Fäden zusammengesetztes Gebilde, welches vollkommen denjenigen Strukturen entspricht, die hier andere Zylinderzellen zeigen. Dieses Gebilde, das übrigens beim Embryo und den jungen Tieren sämtlichen Zellen des Canalis cochlearis, nach dessen Differenzierung speziell den Zellen des grossen und kleinen Epithelwulstes angehörig erscheint, wurde in anderen Zylinderzellen für eine Ausfüllung jenes von Holmgren beschriebenen Kanälchensystems von Cajal und Holmgren selbst erklärt, das letzterer als Trophos pongium bezeichnet hat. Es dürfte somit dieser Bestandteil der Zelle — der Hensensche Körper — als spezielle Umwandlung oder als ein Überbleibsel jenes allgemeinen Zellorgans anzusehen sein, das sich eben in den äusseren Haarzellen über die Embryonalperiode hinaus sichtbar erhält.

Jene typischen Vakuolen, von denen Held in seiner Arbeit Erwähnung tut, konnte ich in den Haarzellen des Schweins bei guter Fixierung niemals finden.

Wie Held speziell in seiner neuesten Publikation darauf

wieder hingewiesen, zeigen die Haarzellen und ihre Haare in den verschiedenen Windungen verschiedene Dimensionen und zwar in der Art, dass von der Basis bis zur Spitze der Schnecke die Längen der Haarzellen stark (Fig. 2—4), die ihrer Haare in geringerem Maße zunehmen. Beim Schwein ergaben Messungen folgende Verhältnisse:

Die äussere Haarzelle der Basalwindung besitzt eine Länge von 21 μ
„ „ „ der 2. Windung „ „ „ „ 50 μ
„ „ „ der 3. Windung „ „ „ „ 65 μ

Der im Kopfe der Haarzelle gelegene Körper, die „Kopfeinlage", nimmt von unten nach oben an Grösse ab. So beträgt deren Breite an der Basis 6 μ, in der 3. Windung bloss 3 μ.

Was die Hörhaare betrifft, so ist ihre Länge beim Schwein

	bei der inneren Haarzelle,	bei der 1.,	2.,	3. äuss. Haarzelle
Basalwindung	3 μ	2 μ	2 μ	2 μ
2. Windung	7 μ	6,5 μ	8 μ	8 μ
3. Windung	9 μ	7 μ	8 μ	8 μ

Ob man auf Grund dieser Differenzen den Hörhaaren jene Bedeutung eines abgestimmten Resonanzapparates zumessen kann, wie es Held andeutet, muss vorläufig dahingestellt bleiben.

In der obersten Windung findet sich manchmal eine vierte Haarzelle. Gegen das Ende der Schnecke hin treten in den Reihen der Haarzellen Lücken und Unregelmässigkeiten auf, so dass oft nur zwei Reihen von Haarzellen zu finden sind.

An die Haarzellen und die äusseren Deiter'sschen Zellen schliessen sich die Hensenschen Zellen an. Es sind fünf bis sechs Reihen prismatischer Elemente, welche sich gegenseitig zu stützen scheinen und fest miteinander der ganzen Länge nach verkittet erscheinen. Die Länge der Zellen nimmt von innen nach aussen ab. In der Gegend der zu innerst gelegenen Zelle liegt die höchste Erhebung des Wulstes, welchen das Cortische Organ bildet. Die der Stria zugewendete Fläche der Zellen ist etwas konvex, die nach innen gerichtete konkav. Die der Reisnerschen Membran zugewendete Fläche ist nach innen aufwärts dachförmig geneigt; sie bildet ein unregelmässiges Polygon. Die basale Fläche steht auf der oberen Grenzschicht der M. basilaris auf. An der oberen Fläche finden wir starke Kittleisten entwickelt. Dicht unter der Oberfläche liegen die kleinen, punktförmigen Diplosomen, von einer kleinen, nur selten deutlich sicht-

baren Area umgeben. In den am weitesten nach innen gelegenen Hensenschen Zellen finden sich manchmal deutliche Stützfaserbildungen von grosser Feinheit, welche fast die ganze Zelle durchziehen. Sie setzen sich an den schwach entwickelten Randstreifen der Deckplatte an. Fettröpfchen, wie sie z. B. die Nager so häufig in diesen Zellen zeigen, konnte ich nie auffinden, auch nicht jenen eigenartigen, gestrichelten und an den Stäbchensaum von Darmepithelien erinnernden Saum, den ich zuweilen bei Fledermäusen beobachtete.

Nach aussen zu gehen die Hensenschen Zellen in die Claudiusschen Zellen über, welche niedrigzylindrische Epithelzellen mit homogenem Protoplasma sind, die keine Besonderheiten aufweisen. Sie gehen langsam in die Epithelien über, die den Sulcus spiralis externus auskleiden.

Zwischen den Hensenschen und Claudiusschen Zellen finden wir besonders in der Basalwindung eine Reihe (drei bis sechs) eigenartige Zellelemente in der Weise eingeschoben, dass sie in Form eines mit der Spitze nach oben gerichteten Keiles auf der Membrana basilaris aufsitzend, die Hensenschen und Claudiusschen Zellen auseinanderdrängen (Fig. 6). Es sind kleine Elemente, die oben dicht aneinander gedrängt erscheinen, während ihre basalen Anteile breiter sind. Ihr Protoplasma unterscheidet sich sowohl von dem der Hensenschen als auch von dem der Claudiusschen Zellen auffallend dadurch, dass es sich mit allen Farbstoffen besonders intensiv tingiert. Es zeigt ausser feinsten Körnchen keinerlei Besonderheiten.

Ob diese Zellen etwa für im Lauf des Lebens zugrunde gehende Elemente, die in ihrer Nähe liegen, ein Ersatzmaterial darstellen, oder Zellen sind, die durch stärkere Entwicklung der Nachbarn quasi in ein kleineres, embryonales Stadium zurückgedrängt wurden, ist fraglich.

Stria vascularis.

Die Stria vascularis bietet beim Schwein wenig Besonderheit. Zum Studium dieser Gegend eigneten sich besonders Präparate, die in Perenyischer Flüssigkeit fixiert und mit Eisenhämatoxylin und Rubin gefärbt waren. Es lassen sich in ihnen die feinen Bindegewebsfibrillen besonders genau verfolgen.

Das Epithel, das mehrere Lagen aufweist, zeigt zwei Typen von Zellen; die tiefer gelegenen Zellen sind etwas mehr zylinderförmig und zeigen an der Basis kleine Fortsätze, die oberste Schichte hingegen ist besonders flach; die Höhe der Zelle beträgt oft kaum 1 μ. Die Blutgefässe, sehr weite Kapillaren, finden sich, wie bekannt, allseitig von Epithelzellen umschlossen. Man trifft sogar bis zu 20 μ dicke Venen, die vom Epithel umschlossen werden. Jene eigenartig langen Epithelien, deren weitverzweigte basale Fortsätze tief ins Bindegewebe sich erstrecken, und die von Prenant (39) und Retzius (41) bei verschiedenen Tieren des näheren geschildert wurden, sind beim Schwein nur selten anzutreffen. Sowohl im Epithel, als besonders im darunter liegenden Bindegewebe findet sich reichlich Pigment, in letzterem auch ganze dichtgedrängte Gruppen von Pigmentzellen.

Reisnersche Membran.

Die Reisnersche Membran des Schweines ist, wie bei den meisten Säugern, sehr einfach gebaut. Ihre flachen, grossen Epithelien enthalten Pigmentkörnchen in geringer Zahl, etwas Fett und häufig Vakuolen. Gefässe in der vestibularen Belegschichte, die wesentlich den Charakter eines Endothels zeigt, sind nur selten in den oberen Windungen; in den unteren fehlen sie gänzlich. Elastische Fasern finden sich vereinzelt.

Membrana tectoria.

Die Membrana tectoria, die in Beziehung auf Genese, Lage und Funktion noch immer in vieler Hinsicht rätselhaft ist, zeigt sich beim Schwein in recht verschiedener Gestalt.

Sie ist auf dem Radiärschnitt bald schmal und lang ausgezogen, wenn sie auf dem Cortischen Organ aufliegt, bald aber wieder zeigt sie eine sehr erhebliche Breite und Wölbung und ist dabei nur wenig von der Oberfläche des Cortischen Organs abgehoben. Leider war ich bisher trotz vieler Bemühungen nicht imstande, sie in situ am überlebenden Objekt zu sehen. Immerhin habe ich aus den Bildern, die sich bei gelungener Fixierung in situ durch Injektion ergeben, die Überzeugung gewonnen, dass die Membran intra vitam nur wenig von den Haaren der Haarzellen abgehoben sein kann. Alle jene Abhebungen und Verkrümmungen der Membran, die auch die vollkommenste Technik

bisher nicht vermeiden kann, müssen als Verlagerungen durch Schrumpfung bezw. Quellung der verschiedenen Teile der Membran aufgefasst werden.

Die Membran (Fig. 50) besteht aus langen, äusserst zarten, 0,25 μ dicken Fasern, welche durch eine offenbar gallertartige Substanz verbunden sind. Es scheint, dass gerade letztere Substanz es ist, aus deren Veränderungen durch die Fixierung die schliessliche Gestalt der konservierten Membran zustande kommt. Die Fasern ziehen immer fast parallel, aber nicht vollkommen radiär zum freien Rande der Membran, wo sie oft auseinanderweichen. Abgesehen von ihrer Anheftungsstelle am Limbus spiralis ist die Membran ringsum von einem deutlich entwickelten Oberflächenhäutchen begrenzt. Dieses enthält ein besonderes System von Fasern, in dem zarte, kurze, radiäre Fäserchen mit gröberen, bis zu 2 μ dicken, spiral verlaufenden, zu einem grobmaschigen Netz oder Balkenwerk verbunden sind. Die Färbbarkeit der Zwischensubstanz ist äusserst gering, die der Fasern etwas grösser. Speziell die dickeren, längsverlaufenden Fasern färben sich mit den meisten Farbstoffen stärker und erscheinen auf dem Querschnitt deutlich als schwarze Punkte. Am meisten treten die Fasern oberhalb des freien Randes der Membran hervor, unterhalb ist es hauptsächlich eine besonders dicke Faser, wie sie auch bei anderen Säugern schon gefunden wurde. Dagegen fehlt beim Schwein jene stark färbbare Faser, deren Querschnitt bei anderen Tieren am freien Rande selbst gelegen ist.

Was die Beziehungen der Membrana tectoria zu den Gebilden des Canalis cochlearis betrifft, so sind bekanntlich von den Autoren die verschiedensten Meinungen geäussert worden. Bald sollte die Deckmembran im embryonalen Stadium von allen, bald nur von gewissen Zellen des Canalis cochlearis gebildet oder abgeschieden werden. Sie sollte bald mit allen Elementen des Cortischen Organs, bald mit den Phalangen, bald nur mit den Haarzellen in Zusammenhang stehen oder auch nur mit letzteren in Berührung sein. Man findet beim Schwein auch bei guter Fixierung die Membrana tectoria den äusseren Haarzellen und den dazwischen liegenden Stützelementen, sowie auch noch den Hensenschen Zellen aufliegend. Es sind aber in solchen Fällen immer die Elemente des Cortischen Organs mehr minder stark verzerrt, sodass ich es wohl für berechtigt halten möchte, diese Lage als

ein Kunstprodukt durch die Fixierung anzusehen. Immerhin ist es unwahrscheinlich, dass die Membran bei der Fixierung sich in radiärer Richtung ausdehnen könnte, und man muss wohl annehmen, dass auch intra vitam dieselbe über die Hensenschen Zellen hinausragt, was ich betonen möchte, da die meisten Lehrbücher den Rand der Membran oberhalb der letzten Phalange zeigen. Wiederholt liess sich beobachten, dass (es handelte sich dabei um ausgewachsene Tiere) die Hörhaare aller drei äusseren Haarzellen durch feine, 4 bis 5 μ lange Fäserchen mit den Elementen der unteren Grenzschicht der Membrana tectoria verbunden waren. In solchen Fällen erschien das durch Eisenhämatoxylin dunkel gefärbte Haar bald verklebt, bald umgeben mit der Substanz des durch Rubin intensiv rot gefärbten Fädchens. Auch trifft man nicht selten solche anscheinend durch Zug abgerissene Fädchen an der Membrana tectoria über den Haarzellen hängen. Diese Bilder (Verbindungen mit anderen Elementen als den Haarzellen kommen nicht vor) stimmen mit den diesbezüglichen Angaben verschiedener Autoren, speziell Rickenbachers (42), überein und sprechen entschieden für das Bestehen von Zusammenhängen während der Entwicklung, die dann manchmal erhalten blieben. Die verbindenden Fädchen gehen unvermittelt in die Substanz der unteren Grenzschicht der Membrana tectoria über und scheinen dieser anzugehören. Die Membran reicht immer mit mehr als einem Drittel ihrer Breite über die Anheftungsstelle der Fädchen hinaus (Fig. 48). Ich lege auf solche Bilder deshalb Wert, da ich in einer grösseren Anzahl von Fällen dieses Verhalten an allen äusseren Haarzellen in allen Windungen angetroffen habe. Was die Befestigung der Membran am Limbus spiralis anlangt, so scheint sie an den Köpfen der hier versenkten Epithelzellen ausserordentlich fest zu haften.

Irgendwelche Strukturen aber in diesen Epithelien, welche die Ansicht stützen würden, dass sie gerade die Bildner der Fasern der Membrana tectoria seien, war nicht aufzufinden. Die Kittleisten der Köpfe dieser Epithelzellen liegen der Membrana tectoria dicht an.

Wenn ich hier ausdrücklich von versenkten Epithelzellen spreche, so betone ich dies deshalb, weil es mir in Übereinstimmung mit Hensen (21) nicht gelungen ist, einen besonderen flachen, epithelialen Überzug auf dem Limbus spiralis nachzuweisen,

wie z. B. Lawdowsky (33) einen solchen annahm. Die Zeichnung eines durch Kittleisten begrenzten, flachen Epithels an diesem Orte kommt dadurch zustande, dass die zwischen eigenartig umgewandeltem Bindegewebe versenkten Zellkörper der Epithelien ihren Kopf wie einen Nagel, der im Holze steckt, an der Oberfläche breit hervorschauen lassen, und diese Köpfe sich gegenseitig wie ein flaches Epithel berühren, welches aber nur selten Kerne zeigt (Fig. 49). Die Silbermethoden der Autoren, die ein flaches Epithel hier fanden, stellen Kerne nur unvollständig dar. Dort aber, wo sich solche finden, liegen sie im oberen Teil der versenkten Zelle, sonst aber im flaschenförmig gestalteten Zelleib, weit unter der Oberfläche; manchmal zeigen diese Zellen auch zwei Kerne, deren einer dann ganz oberflächlich gelegen ist. In Fällen, wo das Haften der Membrana tectoria durch ihre fädchenartigen Verbindungen mit den Haarzellen besonders fest erscheint, zeigt zugleich das ganze Cortische Organ eine Verziehung im Sinne eines durch Schrumpfung bewirkten Zuges der Membrana tectoria. Diese selbst erscheint weiter aussen am Limbus angeheftet und ist offenbar auf diesem etwas verschieblich wie durch einen zähen Schleim befestigt.

Wiederkäuer.

Zur Untersuchung gelangten die Gehörorgane von Kälbern und Ziegen. Es wurden entweder die Gehörorgane nach dem Schlachten und der Spaltung des Schädels herausgenommen und direkt fixiert oder am narkotisierten Tier die Fixation durch Injektion in der in der Einleitung geschilderten Weise vorgenommen. Die Maße des Gehörorgans vom Rinde gibt Denker (12). Danach misst die Schnecke 8 mm im Durchmesser, 6 mm in der Höhe. Die Weite des Schneckenkanals beträgt basal 2,5 mm. Es sind etwas mehr als drei Windungen vorhanden. Der Ductus cochlearis des Kalbes entspricht im wesentlichen der Schilderung, die von demselben beim Schweine gegeben wurde. Die Dicke der Membrana basilaris ist etwas grösser als beim Schwein; sie beträgt an der dünnsten Stelle zirka 4 μ. Die Zunahme ihrer Breite in den verschiedenen Windungen beträgt ungefähr das Doppelte; es ergaben sich ohne Berücksichtigung der untersten und obersten Anteile durch Messung an Radiärschnitten für die basale Windung 200 μ, für die zweite Windung 280 μ, für die

dritte Windung 400 μ. Das in der tympanalen Belegschicht gelegene Vas spirale ist meist verdoppelt.

Was das Cortische Organ (Fig. 6) betrifft, so ist es auf dem Querschnitt etwas höher als beim Schwein, und zwar beträgt die Höhe des Wulstes (der höchste Punkt liegt in der Gegend der innersten Hensenschen Zellen) in der Basalwindung 84 μ, in der zweiten Windung 90 μ, in der dritten 105 μ.

Für die Ziege beträgt die Breite der Basilarmembran 124, 384, 432 μ in der ersten, zweiten und dritten Windung.

Die Pfeilerzellen sind speziell im Bereich der Basalwindung kurz und gedrungen, ihre Länge nimmt in den oberen Windungen stark zu, eine geringe Krümmung dürfte vielleicht schon im Leben vorhanden sein. Kopfeinschlüsse fehlen. Die Struktur einer durchbrochenen Platte, die die Oberfläche des Aussenpfeilerkopfes zeigt, ist weniger deutlich als beim Schwein. Im Fussteil färbt sich der kegelförmige Fusseinschluss bei Doppelfärbung häufig rot, während die Fibrillen blau sich färben.

Bei der Ziege ist die Stellung der Pfeiler eine besonders auffallende; sie sind nicht durch regelmässige Zwischenräume voneinander getrennt, sondern es sind immer Gruppen von zwei bis drei Pfeilern zu finden, die ganz dicht aneinandergeschmiegt erscheinen, während zwischen den Gruppen grössere Zwischenräume frei bleiben. Am Kopf und Fuss ist dann das Protoplasma der benachbarten Zellen vielfach eng verwachsen.

Die Deitersschen Zellen zeigen beim Wiederkäuer in der Basalwindung stark entwickelte Stützkelche, in der zweiten Windung sind wirkliche Kelche nicht mehr darzustellen, der „untere Kopf“ der Zelle bildet vielmehr nur eine Art Stützpolster für die Haarzelle, in den ein Fortsatz der Stützfaser löffelartig hineinragt. In der obersten Windung ist auch diese Struktur kaum mehr angedeutet. Dagegen treten Typen auf, wie sie Held (20) beim Meerschwein speziell beschrieben, indem in den Stützzellen die kräftigen Fasern stark auseinander weichen. Sehr häufig finden sich Einschlüsse von derberen Brocken mit der Stützsubstanz zusammenhängender und mit ihr sich gleichfärbender Materie (Fig. 27). Der Tragbogen der äussersten Deitersschen Stützzellen ist in den oberen Windungen typisch ausgebildet (Fig. 7). Nicht selten stehen zwei Stützzellenphalangen nebeneinander. Die Innenphalange entspricht ganz der Schilderung,

die beim Schwein davon gegeben worden ist. Ganz abweichend verhält sich dagegen die Region der Grenzzelle; hier finden wir bei den Wiederkäuern nicht ein ziemlich schmales Element, sondern eine ganze Anzahl, in zwei bis drei Reihen angeordnet, offenbar stiftförmiger, äusserst schmaler Zellen, wie man es besonders in der Ansicht von oben erkennt, wo die kräftigen Kittleisten, die die Köpfe dieser Zellen verbinden, sehr deutlich hervortreten (Fig. 28). Bei schlechter Fixation sieht man von diesen Zellen kaum eine Andeutung.

Die Haarzellen sind etwas gedrungener als beim Schwein. Ihre Länge nimmt gegen die oberen Windungen zu. Dies gilt aber nur für die äusseren Haarzellen, die in der Basalwindung 20 μ, in der zweiten 34 μ, in der dritten 46 und 50 μ maßen. Die inneren Haarzellen zeigten aber in demselben Falle in allen Windungen eine Länge von zirka 32 μ. Dabei beträgt die Länge der Haare bei den äusseren Haarzellen in der basalen Windung ca. 3 μ, für die inneren 5 μ, in der zweiten Windung 6 resp. 7 μ, in der dritten Windung 9 resp. 10 μ. Die Länge der Hörhaare nimmt also auch hier an allen Haarzellen zu.

Das Protoplasma der Haarzellen ist beim Wiederkäuer ganz besonders labil und sehr schwer zu konservieren. Kleine Körnchen im Protoplasma finden sich häufig.

Die Hensenschen Zellen sind sehr lang und schmal, stark nach innen konkav gekrümmt; sie überdecken sich zwiebelschalenartig (Fig. 6). Zuweilen zeigen die innersten zarte Stützfaserbildungen.

Was die anderen Teile des Canalis cochlearis betrifft, so ist bei den Wiederkäuern die reichliche Capillarisierung der Reisnerschen Membran hervorzuheben, die auch elastische Fasern in reichlicher Zahl enthält.

In den höheren Windungen fällt die Höhe der Köpfe der auf dem Limbus spiralis versenkten Epithelzellen auf.

Die Membrana tectoria scheint meist näher dem Rande des Limbus zu inserieren als beim Schwein und den Carnivoren. Die dicken, stark färbbaren Fasern, die in ihren oberflächlichen Grenzschichten vorhanden sind, zeigen eine auffallend starke Ausbildung auch oberhalb des angehefteten Teils. Ganz besonders aber treten sie am freien Rande der Membran hervor. Hier finden sich ganz dicke, verzweigte Wülste einer nicht strukturierten, stark ge-

färbten Masse der Oberflächenschicht der Membr. tectoria aufgelagert (Fig. 46).

Die Nervenendstellen der Maculae und Cristae bieten bei den Wiederkäuern wenig Spezifisches. Ihr Verhalten entspricht durchaus den beim Schwein dargestellten Einzelheiten. Die Otolithen sind recht klein.

Pferd.

Crista ampullaris.

Das Epithel der Cristae des Pferdes zeigt im allgemeinen einen typischen Bau, auch verhalten sich alle Teile der Cristae ungefähr gleichmässig. Die Zahl der Stützzellen übertrifft die der Haarzellen.

Die Haarzellen sind langgestreckt flaschenförmig, etwa 20 μ lang, an der dicksten Stelle 5 μ, an der schmalsten 2 μ breit; am unteren Pol besitzen sie eine glatte, runde Kontur. Sie erreichen die Basis des Epithels niemals. Die Membran der Zelle ist zart. Am Kopfteil ist sie durch eine Platte abgeschlossen, die etwa 4 μ im Durchmesser misst. Der Kern ist oval, 3—4 μ lang und wenig strukturiert. Die am Kopfe der Zelle inserierenden Hörhaare sind meist dicht verklebt, nur selten bringt sie die Fixierung unverklebt zur Ansicht; sie sind kaum messbar fein, sieben oder mehr an der Zahl; die mehr zentral gelegenen scheinen länger zu sein als die weiter aussen stehenden. Das ganze Bündel der Hörhaare ist gegen die Schneide der Cristae hin im Winkel abgebogen (Fig. 29).

Die zwischen den Sinneszellen gelegenen Stützzellen, die mit ersteren durch starke Kittleisten verbunden sind, erscheinen als längliche, basal und kopfwärts verbreiterte Elemente; sie setzen sich im Gegensatz zu den Haarzellen mit ihrer Basis direkt an die Limitans an. Ihre grösste Breite beträgt am Kopfe 8 μ, ihre Länge ca. 25 μ.

Ihr Protoplasma enthält feinste Körnchen von braunschwarzem Pigment; letzteres fehlt den Haarzellen vollständig.

Die Zellen neben dem eigentlichen Sinnesepithel, welche den Übergang zu dem indifferenten Epithel bilden, das den Bogengang auskleidet, sind zylindrisch, 8—9 μ lang, ca. 4 μ breit; ihre freie Oberfläche erscheint halbkugelig gewölbt, die 3 μ langen, ovalen Kerne enthalten spärliche Chromatinkörnchen. Die Zellen enthalten reichlich Pigment, aber in feineren Körnchen als die

Stützzellen im Bereich des Sinnenepithels. In diesen Zellen und in denen des Übergangsepithels findet man in einer Ecke des unregelmässigen Polygons, das an der freien Oberfläche von Kittleisten eingerahmt wird, das kleine Diplosom. Im Epithel und im darunter gelegenen Bindegewebe fand ich beim Pferd in Übereinstimmung mit Alexanders (1) Befund reichlich Pigment, im Bindegewebe auch eigentliche Pigmentzellen.

Die Cupula erscheint als eine zarte Gallerte von feinkörniger Struktur; es erstrecken sich hellere, parallele, dicht gedrängte Streifen von etwa 1 μ Breite bis an ihr oberes Ende. Die Nerven, welche zum Epithel der Cristae ziehen, sind beim Pferd auffallend dick, und zwar ist sowohl der Achsenzylinder als auch die Markscheide der prae- und postganglionären Fasern um vieles dicker als die Fasern in der Cochlea (Fig. 30). Die Markscheide erreicht eine Dicke von 8 μ und mehr.

Das Epithel der Maculae Sacculi und Utriculi ähnelt im wesentlichen dem Epithel der Cristae. Die Haarzellen sind etwas länger, 25 μ, die Stützzellen entsprechend 34 μ lang. Pigment fehlt an diesen Örtlichkeiten fast vollständig.

Was die Schnecke betrifft, so bietet ihre Untersuchung beim Pferd die schwierigste Aufgabe von allen untersuchten Tieren. Die Härte des Knochens, welcher die Schnecke einschliesst, ist eine ungewöhnliche, und seine ganz besondere Sprödigkeit erschwert alle Manipulationen sehr, die man anstellt, um der Fixierungsflüssigkeit einen Zuzug zur Schnecke zu verschaffen.

Die Schnecke des Pferdes zeigt eineetwas geringere Entwicklung als diejenige der Wiederkäuer. Denker gibt für sie an der Basis eine Breite von 7,5 mm an bei einer Höhe von 2,9 mm. Sie besitzt 2 $^1/_6$ Windungen.

Die oben erwähnten Schwierigkeiten bei der Herstellung der Präparate werden noch erhöht durch das häufige Vorkommen pathologischer Gehörorgane, die man überraschender Weise bei sonst normalen Pferden findet. Mehr als die Hälfte der von mir sofort nach dem Schlachten konservierten Schnecken, welche durchwegs von nicht besonders alten Tieren stammteu, zeigten Abnormitäten, und zwar ganz in der Weise, wie sie Alexander (2) von albinotischen Carnivoren beschrieben hat und wie sie sich auch beim Menschen finden. Indem nämlich ganze Partien des Cortischen Organs unentwickelt oder atrophiert und durch ein

flaches Epithel ersetzt erscheinen. Zugleich zeigen die entsprechenden Teile des Ganglion spirale hochgradige Atrophie, so dass man auf Radiärschnitten nur einzelne wenige schmale Nervenfasern und ganz vereinzelte Ganglienzellen sieht. Es ist bemerkenswert, dass in den Abschnitten, in welchen diese hochgradigen Defekte vorkommen, die Membrana tectoria ganz normal ausgebildet erscheint, ein Umstand, auf den schon Hinweise sich in Rickenbachers (42) Arbeit finden. Die Tiere, die diese Abnormität zeigten, waren nicht albinotisch, der Defekt fand sich an beiden Gehörorganen.

Die Elemente des Cortischen Organs erscheinen besonders gross und kräftig, insbesondere zeigen die Stützelemente eine derbe Ausbildung.

Die Pfeiler, deren Köpfe weder Einschlusskörper, noch besondere Oberflächenbildung zeigen, besitzen sehr derbe Stützfasern, der Phalangenfortsatz der äusseren Haarzelle ist sehr breit und enthält eine grosse Anzahl von Stützfasern, die viel grösser ist als bei den anderen untersuchten Tieren.

Die Deitersschen Zellen zeigen einen sehr kräftigen Phalangenfortsatz. Ihre Stützfasern sind zart und die Stützkelchbildung in den höheren Anteilen des Cortischen Organs schwach entwickelt.

Die Haarzellen sind verhältnismässig kurz. Sie zeigen deutlich eine dunkle, färbbare Protoplasmapartie in ihrem unteren Abschnitt, dem Retziusschen Körper entsprechend.

Grenzzellen scheinen als lange, stiftförmige Zellen in zwei Reihen entwickelt zu sein, in ähnlicher Weise wie bei den Wiederkäuern.

Die Beziehungen des Acusticus zu den Gebilden des Labyrinths sind seit langem Gegenstand regen Interesses gewesen. Je nach dem Stande der Technik hat man bald diese, bald jene Zellelemente der Endorgane im Vorhofsgebiet und in der Schnecke mit den Nerven in Zusammenhang gebracht und für die eigentlichen Sinneselemente gehalten. Was speziell die Beziehungen des Nervus vestibularis zu dem Sinnesepithel betrifft, so hat erst kürzlich Gustav Retzius (41, XII), der Klassiker des Gehörorgans, der Geschichte der Entwicklung dieser wichtigen anatomischen Spezialfrage, an der er selbst lebhaften Anteil genommen

hat, eine eigene Studie gewidmet. War Max Schultze (43) der erste, welcher die marklos gewordenen Achsenzylinder in das Epithel eindringen sah, so konnte Retzius schon 1871 sagen: „Es gelang mir sowohl beim Menschen als beim Hund, beim Kaninchen und bei Fischen, die Nervenfaserenden in unzweideutiger Verbindung mit den Hörzellen zu sehen.“ 1881 schrieb derselbe Verfasser gelegentlich der Schilderung von Isolationspräparaten der Sinneszellen vom Alligator, wie folgt: „. . . wie geschieht nun die eigentliche Vereinigung der Nervenfasern mit der Haarzelle? Die Haarzellen sitzen in der Regel mit breiter Basis auf der Nervenfaser, und die auseinander getretenen Primitivfibrillen der letzteren umfassen das untere Ende jeder Haarzelle von allen Seiten her, um schon am unteren Ende der Zelle, unter dem Kerne, zu endigen. Man kann die Nervenfäserchen nicht — wie P. Meyer und Cisow angenommen — höher oben bis zum oberen Ende der Zelle (zum „Cuticularsaum“) verfolgen. Die Verbindung mit den Zellen ist übrigens keine lose; ich konnte die Lage der in solcher Verbindung isolierten Zellen in der verschiedensten Weise durch abwechselnden Druck auf das Deckglas verändern, bald sah ich sie von der einen, bald von der andern Seite, bald von oben an und sie lösten sich von ihrer betreffenden Nervenfaser erst durch verhältnismässig gewaltsames Eingreifen. Ich konnte mich deswegen durch mannigfache Manipulationen von der Art ihres Zusammenhanges überzeugen. Es kann hiermit nicht von einem Anlegen der Primitivfibrillen an die Zelle, noch weniger von einem Ankleben die Rede sein, sondern meiner Ansicht nach sind die Zellen organisch mit den Nervenfasern vereinigt, indem die Fibrillen in der Substanz der Zelle endigen.“ (S. 23.) Weiter unten sagt derselbe Autor: „Die Haarzellen sind also nach meiner Ansicht als die einzigen Endorgane des Gehörnerven anzusehen.“ Nach der damals üblichen Methode war es nicht schwer, in den Maculae und Cristae des Labyrinths die Nerven bis zu den Sinneszellen zu verfolgen. Auf Schnitten und Isolationspräparaten, unter Anwendung von Chromsalzen und Osmiumsäure, wurde damals von den meisten Forschern die Ansicht von Retzius ungefähr bestätigt, nämlich, dass die Fasern des Vestibularis mit den Sinneszellen in letzter Linie in Zusammenhang stünden. Aber diese Fasern verloren ihre Markscheide vorher, und die histologische Technik der damaligen Zeit verfügte über

kein Hilfsmittel, um den marklosen Anteil der Nerven in genügend klarer Weise zur Darstellung zu bringen. Der Versuch, auf Grund von Osmium- und Goldchloridpräparaten diese Frage zu entscheiden, führte von Ebner (15) zu der Annahme, dass die Sinneszellen in einer durch Goldchlorid färbbaren, krümeligen Substanz eingebettet lägen, die aus dem Plexus und den interepithelialen Nervenenden zusammengesetzt seien.

Die Einführung der Chromsilbermethode durch Golgi brachte eine Neuerung.

Unter Anwendung dieser Methode gelang es Retzius, Lenhossek (34) und van Gehuchten, die Fasern bis zu den Zellen und zwischen die Zellen zu verfolgen. Gleichzeitig wurde auf Grund der Bilder, welche die Chromsilbermethodik lieferte, das Gebäude der Neuronenlehre aufgeführt, jene Lehre, die bis in die jüngste Zeit heiss umstritten wird, und die im Nervensystem ein Mosaik von durch Berührung miteinander in Verbindung stehenden Zellindividuen sieht. Für die Anhänger dieser Lehre ist die Ganglienzelle des Vestibularis bezw. Cochlearis mit ihrem Ausläufer gegen die Sinneszelle hin und ihrem Fortsatz ins Zentrum hinein ein in sich abgeschlossenes Zellindividuum, ein Neuron, die Sinneszelle eine zweite, in sich abgeschlossene Zellindividualität, wenn sie auch nicht so ganz allgemein als Neuron bezeichnet wird. Beide Zellen sollen ausschliesslich nur durch Kontakt in Verbindung stehen und ihr funktioneller Zusammenhang dadurch zustande kommen, dass, da beide sich aus getrennten, embryonalen Zellanlagen entwickeln, der Fortsatz der Ganglienzelle gegen die Basis der Sinneszelle hinwächst und sich an diese innig anlegt. 1892 sagt Retzius bei Besprechung von Präparaten neugeborener Mäuse nach Golgis Methode: „... die Haarzellen sind deshalb keine Nervenzellen. Alle Nervenfasern des Gehörnerven scheinen peripher verlaufende Fortsätze der bipolaren Ganglienzellen zu sein, und alle Haarzellen sind als sekundäre Sinneszellen aufzufassen.“ In ähnlicher Weise sprach sich auch van Gehuchten in den Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft zu Wien, 1892, aus. Aber nicht alle Forscher gelangten auch mit der Chromsilbermethode zu den gleichen, übereinstimmenden Resultaten. So sprach sich Ayers (3) auf Grund von Golgipräparaten von Embryonen und von erwachsenen Tieren und auch Menschen dafür aus, dass eine Konti-

nuität zwischen den Nerven und den Sinneszellen bestünde. Dieser Befund wurde fast allgemein mit Kopfschütteln abgetan, und da Ayers die Fasern aus der Sinneszelle entspringen liess, während verschiedene andere Autoren mit grosser Bestimmtheit behaupteten, dass die Fasern aus den Embryonalzellen der Acusticusganglien gegen die Epithelien hineinwüchsen, wurde den Ausführungen Ayers wenig Beachtung geschenkt. Zwar hat auch Retzius Zellen im Zusammenhang mit Fasern nach der Chromsilbermethode gefärbt gesehen, wie er es selbst abbildet. (Biologische Untersuchungen VIII, 7.) Er hielt aber diese Bilder für eine zufällige Imprägnation. Später, als durch Ehrlich die vitale Methylenblaufärbung entdeckt worden war, haben verschiedene Forscher versucht, mit Hilfe dieser Methodik über die Lageverhältnisse der Acusticusfasern zum Sinnesepithel sich Klarheit zu verschaffen. Dies geschah bei niedern Wirbeltieren und auch bei Säugern durch Niemack, Kaiser und Retzius. Niemack schilderte auf Grund der Methylenblaupräparate die Verhältnisse wie folgt: „Aus dem Plexus steigen Fäserchen von zweierlei Art auf. Die einen endigen frei, die anderen treten zu ein oder mehreren an die untere Gegend der Haarzellen, wo sie bald aufhören. Zwischen Nerv und Zelle scheint eine Art Zwischensubstanz die Kommunikation zu vermitteln, so dass wir weder eine Kontinuität noch eine direkte Kontiguität haben. In ähnlichem Sinne hat sich später auch Krause ausgesprochen.

Nachdem schon in den achtziger Jahren Retzius auf Grund seiner Osmiumisolationspräparate neben scheinbar frei endigenden Fäserchen kelch- und schalenartige Bildungen beschrieben hatte, fanden auch Niemack, Geberg und Krause mit der vitalen Methylenblaumethode diffus blau gefärbte Kelche, welche bald nur den unteren Teil, bald fast die ganze Haarzelle umgeben sollten. Dagegen meinte Lenhossek 1893, dies bestreiten zu müssen; er glaubte nur, dass Varikositäten der Nerven die Spur des Kontaktes tragen: „Eine kelchartige Ausbreitung des ungeteilten Achsenzylinders um die Haarzellen herum muss ich nach meinen Präparaten durchaus in Abrede stellen.“ — R. Krause sagt bei Besprechung der Verhältnisse bei Säugern: „Die Faser verdickt sich an ihrem peripheren Ende allmählich und geht ohne irgendwie deutliche Grenze in den Körper der Haarzelle über.“ — „Auch ich konnte, wie Niemack, bemerken, dass sich die peri-

phere Zone des Zellprotoplasmas beträchtlich intensiver färbt als das Zellinnere." — Retzius bemerkt hierzu, dass dies keine spezifische Eigenschaft der Haarzellen, sondern der verschiedensten Zellen bei Methylenblaufärbung sei.

Es bestanden also bis in die letzten Jahre drei verschiedene Auffassungen über die Endigungsweise der Fasern des Hörnerven an den Sinneszellen.

Erstens: die Fasern enden zwischen den Epithelzellen und an ihnen und stehen mit ihnen in innigem Kontakt.

Zweitens: die Fasern endigen in der Substanz der Haarzellen oder entspringen aus ihnen.

Drittens: die Fasern verbreitern sich kelchartig und umfassen innig das untere Ende der Haarzelle.

Wie wir in Folgendem sehen werden, enthielten alle diese Lehren einen Teil der Wahrheit, ohne aber die vorhandenen Tatsachen zu erschöpfen.

Im Jahre 1903 hat Ramon y Cajal (8) eine neue Methodik für die Darstellung der nervösen Elemente angegeben, die Methode des „reduzierten Silbers". Diese erlaubt, in viel feinerer Weise die Nervenenden darzustellen, als es bisher möglich war. Schon in einer seiner ersten Arbeiten auf Grund dieser Methode berücksichtigt Cajal auch das Labyrinth, das er an Hühnerembryonen beschreibt. Dabei betont er die fundamentale Tatsache, dass wenigstens im Gebiete des Vestibularis und zuweilen in den Cristae sich zweierlei Nervenfasern finden: zarte, die zwischen den Epithelien mit Knöpfchen endigen, und sehr dicke, die kelchartig eine oder aber gewöhnlich mehrere Zellen umfassen. Er bestätigte somit die Darstellung, die Retzius in den achtziger Jahren gegeben hatte.

Als ich mit dieser Methodik Versuche anstellte, ergab sich aus den Bildern der Eindruck, dass Cajal diese Frage nicht bis ans Ende verfolgt hatte und das Wichtigste in der Darstellung des Verhaltens der Nerven noch übrig gelassen habe. Ich hatte zufällig ein besonders günstiges Objekt, das Labyrinth des Frosches, zur Untersuchung gewählt. Hier fanden sich neben interepithelialen überall in den Sinneszellen intraepitheliale Fibrillengeflechte. Dieser Befund liess sich bei Vögeln (Gans, Taube) mit derselben Klarheit, schwer bei Selachiern und Knochenfischen, besonders leicht bei Nagern (Kaninchen, Maus) erheben. Im Anatomischen

Anzeiger sind die betreffenden Befunde vorläufig dargestellt. Seither konnte ich dasselbe wenigstens für den Vestibularapparat des Labyrinths auch bei den grossen Säugern (Schwein, Pferd) feststellen. Besonders schöne Bilder lieferten mir Gans, Katze und insbesondere Mensch. Letztere Präparate konnte ich der Naturforscherversammlung in Meran 1905 und der Morphologischen Gesellschaft in Wien vorlegen. Diese meine Befunde wurden nun auch bei der weissen Maus von London (35) und neuerdings von London und Pesker (36) bestätigt.

In neuester Zeit hat auch Rudolf Krause (30) in einer sehr eingehenden und detaillierten Arbeit sich mit der Innervation der Sinneszellen im Labyrinth befasst, und zwar beim Flussneunauge. Es ist leider der Arbeit nicht zu entnehmen, ob die Untersuchung durchwegs an geschlechtsreifen Petromyzonten oder an dem häufiger zugänglichen Material der Ammocoeten vorgenommen wurde. Ich besitze über die Anwendbarkeit der Silbermethoden nur bei letzteren einige Erfahrung, sie erwiesen sich, wie übrigens die meisten Fische, für die Darstellung der Fibrillen in peripheren Organen als ein höchst ungünstiges Objekt, was vielleicht in spezifisch physikalisch-chemischen Eigentümlichkeiten des Fischprotoplasmas seinen Grund haben dürfte. Deshalb erscheint es mir ganz begreiflich, dass es Krause nicht gelang, die Fibrillen im Zellkörper darzustellen.

Dabei möchte ich betonen, dass Untersucher dieser Frage sich nicht abschrecken lassen mögen, wenn sie einige Zeit lang keine interzellularen Fibrillen in den Sinneszellen und deren Zusammenhang mit denen des Nerven zu Gesichte bekommen. Die Launenhaftigkeit der Methodik, die nur gerade bei gewissen Tieren, wie schon Cajal hervorhob, besonders gut gelingt, bringt es mit sich, dass man manche Serie durchstudieren muss, bis eine vollständige Darstellung der Fibrillen die wirklichen Verhältnisse erkennen lässt, während unvollkommene Färbungen das Bestehen von Verhältnissen, wie sie Krause in Übereinstimmung mit Retzius beschreibt, zu bestätigen scheinen.

Das Verhalten der Fasern des Vestibularis ist in kurzem folgendes: Die markhaltigen Fasern ziehen von den Ganglien in ziemlich direkter Richtung gegen das Epithel der Cristae und Maculae; sowohl die Markscheide als der Achsenzylinder sind verhältnismässig dick, bei allen Tieren deutlich dicker als die

Fasern der Cochlearis. Zwischen den dicken Fasern finden sich auch einige zartere. Beim Eintritt ins Epithel verlieren die Fasern die Markscheide und zwar entweder indem sich diese zu einem immer zarter werdenden Konus verdünnt, so dass man ihre eigentliche Grenze kaum wahrnehmen kann, oder indem sie halbkugelig sich absetzt und plötzlich aufhört, sowie etwa an einer Ranvierschen Einschnürung. Die Markscheide zeigt sich bei Osmiumfärbung homogen; bei Silberfixierung entspricht ihr ein mit zarten, geschrumpften Massen erfüllter Spaltraum in jenen Fällen, wo der Achsenzylinder distinkt gefärbt ist; wo dieser blass erscheint, ist die Markscheide kaum zu sehen. In einzelnen seltenen Fällen erzeugt das Silber das Bild eines ausserordentlich groben „Neurokeratinnetzes". Bei Fixierung mit Kali-Bichromat-Formalin-Eisessig oder Perennyis Lösung und nachfolgender Eisenhämatoxylinfärbung erscheint dagegen ein sehr engmaschiges, dichtes, aus feinsten Fäden bestehendes Neurokeratinnetz. Nach Verlust der Markscheide zieht der Achsenzylinder entweder gerade auf die Sinneszelle zu oder, im Winkel umbiegend, zu einer entfernteren Zelle. Sehr häufig sieht man den Achsenzylinder sich teilen und gleichzeitig an mehrere Zellen herantreten. Im Bilde guter Osmiumfixierung und Fuchsinfärbung sowohl als auch im Cajalschen Silberbild sowie bei der Anwendung der Bielschowskischen Methode sieht man, dass ein eigentlich echter Plexus, wie ihn verschiedene frühere Darstellungen zeigen, nicht vorhanden ist. Das Bild eines solchen kann zustande kommen, wenn die eben besprochenen Fasern mit den noch zu erwähnenden interepithelial endenden Fasern zugleich partiell gefärbt erscheinen. — Unterhalb der Zelle weichen die früher eng aneinander gedrängten und parallel verlaufenden Neurofibrillen des Achsenzylinders auseinander. Man kann dies besonders deutlich im Fibrillenbild der beiden Modifikationen der Cajalschen Methode sehen, aber auch an Osmiumfuchsinpräparaten und bei der Kalibichromat-Formol-Eisessig-Fixierung und Alsolhämatoxylinfärbung, die Held empfohlen hat, hinlänglich unterscheiden. Das Bild entspricht vollkommen demjenigen, das Retzius vom Alligator gegeben hat (Fig. 29). Am unteren Pol der Zelle angelangt, treten die Fibrillen direkt in das Protoplasma der Sinneszelle ein und bilden etwa ein halbes Mikron unter der Oberfläche des Zellkörpers unter fortwährenden Anastomosen und Verzweigungen

einen basalen Gitterkelch. Von diesem Kelch aus erstrecken sich dann Gittermaschen in den verschiedensten Formen neben dem Kern hinauf bis gegen die Oberfläche der Zelle hin. In den sehr seltenen Fällen, in denen sowohl die Fixierung als die Färbung des peripheren Teils der Sinneszelle besonders gelungen ist, sieht man auch unter der Deckplatte der Zelle geschlossene Gittermaschen (Fig. 32). Meistens aber lässt die Darstellung dieser letzteren Maschen zu wünschen übrig, da das Protoplasma hier meist starke Zerfallserscheinungen zeigt.

Dass es sich bei den durch die Silberfärbung hier dargestellten Strukturen wirklich um die Färbung von den Neurofibrillen des Achsenzylinders entsprechenden Fibrillen im Protoplasma der Zelle handelt und nicht um die Färbung anderer, intracellulärer Fäden, Trophospongien, Wabenwände und dergleichen, geht daraus hervor, dass erstens bei gut gelungener Färbung die Form und Anordnung der Maschen stets eine gleichartige ist, dass zweitens die Gittermaschen sich durch eine typische Form schmaler, langer Spitzbogen von imprägnierten Protoplasmawaben deutlich unterscheiden, drittens, dass die Fibrillen in genau gleichem Farbenton mit denen des Achsenzylinders gefärbt erscheinen, während in allen andern Gewebselementen des Präparats, abgesehen von Ganglienzellen, nichts ähnliches zu finden ist, und daneben häufig in der gleichen Zelle in einer ganz anderen Farbennüance Trophospongien dargestellt erscheinen. Wie gesagt, lässt die Färbung und Fixierung des oberen Zellendes meist zu wünschen übrig, immerhin scheint, soweit die färberische Differenzierung und die optische Auflösbarkeit der Gebilde derzeit erkennen lässt, ein Zusammenhang mit dem kleinen Einschlusskörper und den Sinneshaaren, die auf ihm wurzeln, mit dem Fibrillengitterwerk in der Zelle nicht zu bestehen.

Ausser den Nervenfasern, die sich in der eben geschilderten Weise verhalten, findet sich noch eine zweite Gattung von Fasern vor, welche — wie es Cajal bereits beim Hühnerembryo beschrieb — nach mehrfachen Verzweigungen mit Endknöpfchen zwischen den Epithelien endigen. Diese Endknöpfchen enthalten neben der perifibrillären Substanz eine Endschlinge, die sich aber nur höchst selten darstellen lässt. Am leichtesten sieht man diese zweite Art der Nerven bei den Vögeln (Gans, Taube). Hier erscheint vorzugsweise der abfallende seitliche Teil der

Cristae von ihnen innerviert, während diese Endigungen neben den anderen Fasern, deren Fibrillen mit denen der Zellen zusammenhängen, in der Mitte des Sinnesepithels fast ganz zurücktreten. Die interepithelial endigenden Fasern scheinen bei der Silberfärbung um vieles dünner zu sein als die anderen. Cajal (7) und Retzius (41, XII) nehmen an, dass das geschilderte Verhalten speziell für die Cristae charakteristisch sei, ich habe aber bei Vögeln beide Arten der Innervation, auch in der Macula utriculi und Macula sacculi, gefunden. Bei den Säugern habe ich mir viele Mühe gegeben, um über diese Verhältnisse ins klare zu kommen. Es gelang mir, in der Maculae und Cristae der Katze einige wenige Nervenfasern des zweiten Typus (zarte Fasern mit freier Endigung) zwischen den vielen mit dem intracellulären Fibrillengitter in Verbindung stehenden dicken Fasern zu finden (Fig. 31). Die Endigungen selbst sind selten und schwierig zu sehen. Bei der Maus konnte ich trotz Durchmusterung einer grossen Zahl von Schnittserien durch das Labyrinth verschieden alter Embryonen und erwachsener Tiere derartige Fasern bisher nicht entdecken. (Beim Menschen glaube ich, einige spärliche Andeutungen solcher Fasern in einer Macula gesehen zu haben.) Es scheinen sich eben gerade bei Anwendung der Cajalschen Methode die Fasern dieses zweiten Typus schwer darstellen zu lassen. Ein Unterschied bezüglich der topographischen Verteilung beider Fasergattungen in bezug auf Zentrum und Peripherie der Sinnesfläche, wie er bei Vögeln auffällt, lässt sich beim Säuger nicht konstatieren.

Die hier besprochenen histologischen Verhältnisse im Epithel der Maculae und Cristae liessen sich auch beim Menschen ohne grosse Schwierigkeit darstellen. Sie entsprechen hier durchaus allem, was sich bei kleineren Säugern, z. B. der Katze, findet. Leider konnte ich bisher am menschlichen Material die Frage nicht erschöpfend studieren, da mir das nötige, absolut frische Material nicht zur Verfügung stand; auch unter günstigsten Umständen vergehen mehrere Stunden nach dem Tode, bis das herauspräparierte häutige Labyrinth in die Fixierungsflüssigkeit eingelegt werden kann. Infolgedessen sind die Zellen immer schon etwas gequollen und maceriert. Dennoch ist das Gittermaschenwerk, das basal dichter, aber auch im ganzen Zellkörper und oberhalb des Kernes ziemlich enge ist, vorzüglich klar zu

sehen (Fig. 33). Die Sinnesepithelien des Erwachsenen zeigten ein noch dichteres Gitterwerk als die des Neugeborenen (Fig. 34). Über das Vorkommen der Fasern des zweiten Typus möchte ich noch kein Urteil abgeben.

Es mag nach dieser Schilderung der Beziehungen der Nerven und ihrer Endfibrillen merkwürdig erscheinen, dass so viele ausgezeichnete Untersucher zu von der hier geschilderten so gänzlich verschiedenen und einander widersprechenden Auffassungen der Sachlage gekommen sind. Es wird aber demjenigen weniger merkwürdig erscheinen, der sich der Mühe unterzieht, die verschiedensten histologischen Methoden am Labyrinth zu erproben; denn die von den Autoren erhaltenen so ungleichen Bilder, die immer als der Ausdruck der tatsächlichen Verhältnisse aufgefasst wurden, erklären sich leicht aus den Einflüssen der Methodik. Man halte sich vor Augen, dass die Epithelien des Labyrinths zu den labilsten tierischen Zellen gehören. Betrachtet man die Elemente frisch, so ist es kaum möglich, Nerv und Zelle sofort so zu lagern oder zu isolieren, dass man sicher wäre, nicht künstliche Veränderungen herbeigeführt zu haben. Auch wenn es einmal durch Zufall gelingt, frische Objekte so auszubreiten, dass man die unteren Enden der Haarzellen günstig betrachten kann, verändern sich die im Leben bestehenden Verhältnisse durch Quellung und Vakuolisierung auch im indifferentesten Medium sehr bald.

Osmiumsäurebehandlung lässt manchmal viele Details in richtiger Weise erkennen, aber auch durch ihre Anwendung verändern sich manche Lageverhältnisse stark. Wirkt sie zu schwach ein — sie dringt bekanntlich nur sehr schwer durch die Gewebe — so zerfallen einzelne Teile der letzten Nervenstrecke, ehe sie die Basis der Sinneszelle erreichen; wirkt sie zu stark ein, so werden die fixierten Nerven brüchig, und es treten auch an der anfänglich gut fixierten Sinneszelle Schrumpfungen auf. Bei Fixierung mit verschiedenen, osmiumsäurehaltigen Gemischen und anderen Reagentien kommt auch sehr häufig ein Trugbild zustande, indem unter Vakuolisierung der Zelle ein Oberflächenhäutchen und zarte Protoplasmateile sich vom zentralen, kernhaltigen Teil der Zelle ablösen und in Zusammenhang mit den benachbarten Stützelementen und Nerven bleiben, während der zentrale Teil, in der Mitte eines Schrumpfraums zurückgezogen,

nur durch einzelne feine Fäden geschrumpften Protoplasmas mit dem äusseren in Verbindung bleibt. Auf diese Weise kommt häufig das Bild von Kelchen und Schalen zustande, aus denen die Zellen (aber eigentlich nur der zentrale, kernhaltige Teil) herausgefallen sind.

An Osmiumisolationspräparaten ohne die durch Einwirkung starken Alkohols bedingte Schädigung tritt der besprochene Übelstand seltener auf und so hat auch Retzius mit Hilfe dieser Methode Bilder erhalten, die den Tatsachen am nächsten kommen. Freie Endigungen wurden mit Osmiumsäure nur höchst selten zur Anschauung gebracht. Diese wurden mit Hilfe der Chromsilber- und Goldmethoden gesehen. Die Chromsilbermethode aber, die in unberechenbarer Weise Gebilde verschiedener Art mit einem zarten Niederschlagshäutchen überzieht und Silhouettenbilder liefert, färbt gewöhnlich nur die freiendigenden Fasern; die Fasern aber, deren Fibrillen basal sich in die der Zelle fortsetzen, nur unvollständig. Die vitale Methylenblaumethode, mit der verschiedene Autoren gearbeitet haben, ist vom biologischen Standpunkt aus wohl am einwandfreiesten, aber auch sie krankt heute noch immer an der Vergänglichkeit der Bilder im frischen Zustand und ihrer starken Veränderung durch alle bisher zur Fixation vorgeschlagenen Reagentien; bei dieser Methode summieren sich also postmortaler Zerfall und Veränderung durch die Fixierung. Häufig kommen dabei an den Enden der Nerven und in ihrem Verlauf Bilder von Körnchen zustande; ich weiss nicht, ob diese mit den Körnchen, welche nach anderen Behandlungsweisen färberisch sich darstellen lassen und die Held als Neurosomen bezeichnet, identisch sind. Wenn die Masse der Körnchen zunimmt, wie dies auch bei der Goldbehandlung häufig auftritt, entsteht das Bild einer körnigen Zwischensubstanz, in der die Zellen stecken. Diese Färbungen sind eigentlich nur eine Darstellung der perifibrillären Substanz, Gold und Methylenblau färben die Neurofibrillen nur ausnahmsweise, im Gehörorgan nie. Häufig färbt sich mit Methylenblau intensiv die Oberflächenschicht, die sich — wie eben besprochen — vom zentralen Teil der Zelle bei der Fixierung abhebt und auf diese Weise Kelchbilder liefert.

Schrumpfungserscheinungen können auch das Bild feiner, variköser Fädchen an der dabei meist geschrumpften Oberfläche der Zelle vortäuschen. Bei prall und glatt fixierten Zellen finden sich

derartige Bilder nicht. Auch die Cajalsche Methode in ihren beiden Modifikationen ist leider, was die Erhaltung der Zellgestalt betrifft, nicht ganz ideal. Auch geschieht es dabei nicht selten, dass einerseits Fibrillen teilweise ungefärbt bleiben, anderseits Mitfärbung von Protoplasmateilen zustande kommt.

Besonders häufig kommt dies am unteren Pol der Zelle zustande. Es imprägnieren sich einzelne Maschen samt ihrer Zwischensubstanz mit Silber (Fig. 38), die höher in der Zelle gelegenen Gittermaschen nur unvollständig (Fig. 42), und auch dies kann als Kelch mit aufsteigenden Fäden (Fig. 39) aufgefasst werden. Erst wer Hunderte von Labyrinthen nach dieser Methode untersucht hat, wird sich über deren Resultate vollkommen klar sein, und es muss davor gewarnt werden, unvollkommene Färbungen als vollkommene anzusehen. Es ist durchaus nötig, bei Entscheidung derartiger Fragen ein grösseres, gleichartiges Material zu verwerten.

Es drängt sich uns natürlich die Frage auf: Wie kommt das Fibrillennetzwerk im Zellkörper zustande und in welcher Weise erfolgt seine Verbindung mit den Neurofibrillen des Achsenzylinders? Vier Möglichkeiten lassen sich für diese Entstehung in Betracht ziehen. Erstens: es können sich die Fibrillen im Protoplasma der Sinneszelle selbständig entwickeln und dann mit den Fibrillen des Achsenzylinders in Zusammenhang treten resp. wirklich verwachsen. Zweitens: es könnten die Fibrillen, von der Ganglienzelle her, auf dem Wege des Achsenzylinders in die Sinneszelle einwachsen. Drittens: könnten die Achsenzylinder und die Fibrillen mit ihnen aus der Sinneszelle auswachsen, wie Ayers (3) es annehmen wollte. Schliesslich viertens könnte, etwa wie es Hensen sich vorstellte, aus sehr früher embryologischer Zeit ein kontinuierlicher, interzellularbrückenartiger Zusammenhang zwischen Ganglienzellfortsatz und Sinneszelle bestehen und aus diesem sich dann der nervöse Zusammenhang entwickeln. Die letztgenannte Möglichkeit dürfte auf Grund der Tatsachen, die über die Entwicklung des Labyrinthes einerseits, der dazu gehörigen Ganglien anderseits bekannt sind, kaum in Rechnung zu ziehen sein. Welche Aufschlüsse ergeben nun die Bilder, die man mit Hilfe der Cajalschen Methode an embryonalem Material erhalten kann (auch die Bielschowskische Methode gibt hier oft sehr gute Resultate) in bezug auf die drei

anderen Entwicklungsmöglichkeiten? Ich habe versucht, dieser Frage speziell bei Embryonen der weissen Maus näher zu treten, da dieses Material mir bessere und konstantere Bilder lieferte als das gewöhnlich verwendete von Hühnerembryonen. In frühen Embryonalstadien erhielt ich im Gebiete des Labyrinths keinerlei Fibrillenfärbung. In den Stadien, in welchen die Färbung gelang (Embryonen von 8 mm Scheitel-Steisslänge), fand sich im Octavus wie in den anderen Gehirnnerven ein starkes Bündel äusserst klar und distinkt gefärbter, kaum messbar feiner Fäserchen: diese lassen sich unschwer einerseits gegen die Anlage in der Oblongata, anderseits zu den spindelförmigen Ganglienzellen der Acusticusganglienanlage verfolgen, in denen in diesen Stadien nur einzelne wenige Fibrillen, anscheinend durchziehend, gefunden werden. Von den Ganglien peripherwärts lassen sich die Fasern bis in die Epithelanlage des Labyrinths hinein verfolgen, wo die eigentlichen Sinneszellen noch nicht differenziert sind, sondern bloss die Anlage der Sinnesflächen durch die Verdickung des Epithels gekennzeichnet ist. Wie hier die Fäserchen endigen, war nicht zu ermitteln. Irgendwelche endständige Verdickungen waren niemals zu sehen, eher noch das Auslaufen in eine feine Spitze, an der die Färbung eine Grenze fand, ohne dass man den Eindruck gewonnen hätte, dass es eine wirkliche Endigung sei. Hier versagt einfach die Färbung. In diesem Stadium zeigt sich in den Epithelzellen nichts Auffallendes; aber schon in wenig älteren Stadien (Embryonen von 10 und 11 mm Scheitel-Steisslänge) finden wir im Epithel die Fibrillen im Beginn ihrer Ausbildung; und zwar scheinen sich, soweit ich es bisher beurteilen kann, die ersten Maschen dicht unterhalb des Kernes zu entwickeln, von hier wachsen dann Gittermaschen in den unteren, homogen aussehenden Zellpol hinab, während andere, zu Seiten des Kernes, zur freien Zelloberfläche streben (Fig. 36). Bei der weiteren Entwicklung an älteren Embryonen finden wir dann das Gitterwerk dichter, es rückt immer mehr an die Oberfläche der Zelle, bis es ganz dicht unter derselben liegt (Fig. 37). In diesen Stadien finden wir konstant die Fibrillen der Achsenzylinder kontinuierlich in die am unteren Zellpol gelegenen Maschen des Sinneszellengitters eintreten (Fig. 37).

Die hier beschriebenen Entwicklungsvorgänge spielen sich, soweit ich es bis jetzt übersehen kann, an Maculae und Cristae

gleichzeitig ab. Die nervösen Bahnen im Cortischen Organ, die weiter unten besprochen werden sollen, sind dagegen immer um ein beträchtliches in der Entwicklung zurück, und zwar scheinen auch hier die inneren Haarzellen den äusseren und die erste Reihe der äusseren der zweiten und dritten, was die Ausbildung des Fibrillengitters und das in Zusammenhangtreten mit den Nervenfäserchen betrifft, vorauszueilen, die proximalen Teile der Papilla basilaris den distalen.

Wie schon früher erwähnt, reichen diese Bilder meines Erachtens doch nicht aus, ein definitives Urteil über die Genese des kontinuierlichen fibrillären Zusammenhanges zwischen der Acusticusganglienzelle und den Sinneszellen zu bilden. London und Pesker (36) nehmen bei Besprechung desselben Vorganges an, dass erst das Hineinwachsen der Nervenfasern ins Epithel gleichsam den Anstoss gäbe zur Bildung des Fibrillengitters in den Sinneszellen. Es scheint mir nicht viel damit gewonnen, wenn man den Achsenzylindern diesen nicht näher definierbaren Einfluss zuschreibt, der nur allzusehr an die vielbestrittene Vorstellung von trophischen Nerven erinnert. Das Auswachsen des Achsenzylinders aus der Sinneszelle scheint aber auch nach den Bildern der Cajalschen Methode als ausgeschlossen.

Der ganze Vorgang würde also am meisten dem etwa entsprechen, was Held unter dem Namen „Conkretion“ zwischen verschiedenen Nervenzellen versteht. Eine wirkliche Verwachsung, und zwar in der Weise, dass durch Verschmelzung der Fibrillensubstanz eine wirkliche Kontinuität der Fibrillen zustande käme, während die Inter- und Perifibrillärsubstanz des Achsenzylinders mit dem Protoplasma der Sinneszelle in das Verhältnis innigster Berührung träte.

Zum Schlusse möchte ich noch erwähnen, dass sich die eben besprochenen Verhältnisse auch bei den grossen Säugern, speziell beim Rind, der Ziege, schwerer beim Schwein und beim Pferd darstellen liessen.

Wir stossen da häufig auf eigenartige Bilder, speziell beim Kalb und der Ziege, indem nicht nur, wie ja bekannt, die Fibrillen eines Achsenzylinders mehrere Zellen versorgen, das heisst, mit ihrem Fibrillengitterwerk in Verbindung stehen, sondern häufig auch eine Zelle mit Fibrillen zweier verschiedener Achsenzylinder in Verbindung steht (Fig. 35). Diese überraschende Kontinuität

zweier Neuronen an der Peripherie lässt sich mit voller Deutlichkeit beobachten. Ob solche Elemente etwa zu einer funktionellen Einheit verbunden sind, muss einstweilen dahingestellt bleiben. Die im vorstehenden geschilderte Entwicklung der Innervation ergibt verschiedene Erklärungsmöglichkeiten für das Zustandekommen solcher merkwürdiger Verbindungen.

Innervation der Schnecke.

Bietet uns das Studium der Innervation der Maculae und Cristae Schwierigkeiten, so gilt dies noch in viel höherem Maße von der Innervation des Cortischen Organs. Denn wir finden hier marklose Fasern auf eine viel längere Strecke hin verlaufend, ja diese ziehen sogar eine Strecke weit frei durch mit Endolymphe erfüllte Räume.

Wenn wir von den älteren Vorstellungen hier absehen, so gehen die herrschenden Anschauungen dahin (Retzius [41], Ebner-Kölliker [14]), dass die vom Ganglion spirale kommenden Nervenfasern, nachdem sie ihr Mark verloren haben und nachdem sie durch die Habenula perforata durchgetreten sind, zum Teil an die Basis der inneren Haarzellen treten, während die übrigen, nachdem sie den Tunnelraum durchlaufen, an den äusseren Haarzellen mit kleinen Knöpfchen endigen. Cannieu (6) und Held (20) haben an der Basis der Haarzellen nicht nur einen, sondern mehrere Endknöpfe beschrieben. Dabei betont Held ausdrücklich, dass die Haarzellen nur am unteren Pol mit nervösen Gebilden in Verbindung traten nnd nicht, wie er es von den Sinneszellen der Cristae und Maculae beschreibt, von Neuritenprotoplasma ein erhebliches Stück weit eingehüllt wären. Es haben also die Autoren bisher übereinstimmend nervöse Fäserchen und Knöpfchen im Cortischen Organ ausschliesslich am unteren Pol der Sinneszellen gesehen, aber nichts derartiges im Verlaufe oder längs des Haarzellenkörpers. Es würde also gemäss dieser Anschauung ein in der Sinneszelle auftretender Erregungszustand zuerst durch deren Protoplasma weiter geleitet werden und erst am unteren Pol der Zelle auf die spezifische, leitende Substanz der Nervenfaser übergehen können.

Bei ausgewachsenen Säugern lässt sich mit den jetzt bekannten Methoden bloss folgendes beobachten.

Die vom Ganglion abgehenden Nervenfasern verlaufen vorwiegend in radiärer Richtung, sie sind aber mit spiral verlaufenden Zügen durchsetzt. Ranviersche Einschnürungen sieht man an ihnen häufig. An der Habenula perforata angelangt, verlieren sie ihre Markscheide und treten, zu dichten Bündeln zusammengeschlossen, durch die engen Nervenlöcher durch. Von hier ab ist schon ihr weiterer Verlauf schwer zu sehen. In jenem Raum, welcher zwischen Grenzzelle, Innenphalange und innerer Haarzelle gelegen ist, sind die Fasern schwer darzustellen, und die besondere Hinfälligkeit der epithelialen Gebilde bewirkt es, dass deren meist schlecht konservierte Basalteile das Bild dieser Gegend verwirren. Immerhin gelingt es an mit der Bielschowskischen Methode hergestellten Präparaten, in dieser Gegend Fasern direkt zu den inneren Haarzellen ziehen zu sehen, und an nach den Angaben Helds bearbeiteten Schnitten kann man auch bei den erwachsenen Säugern feine Fädchen verfolgen, die mit kleinen, blassen Varikositäten sich dem unteren Pol der inneren Haarzelle dicht anlegen (Fig. 21). Eine der Heldschen entsprechende Neurosomenfärbung an dieser Stelle ist mir nie gelungen. Auch in dieser Gegend kommen, wenn auch nur in geringer Zahl, spiral verlaufende Nervenfasern vor. Die Hauptmasse der Fasern tritt aber zwischen den Innenphalangen und Innenpfeilern in den Tunnelraum ein. Auf diesem Wege weichen sie stark auseinander, so dass ein Teil in einem mehr spitzen, der andere in einem viel weniger spitzen Winkel zur Membrana basilaris mehr im oberen Teil des Tunnels verläuft (Fig. 6, 7, 45). Die unteren Fasern kreuzen dann jenseits des Tunnels die äusseren Pfeiler und die Deitersschen Zellen im unteren Drittel, die mehr oberflächlich ziehende Lage im mittleren Drittel. Wie man am besten auf dickeren Schnitten beobachten kann, die parallel zur Membrana basilaris geführt werden, haben die höher oben gelegenen Fasern einen mehr radiären, die tiefer gelegenen einen vorwiegend zur Radiärrichtung schiefen Verlauf (46). Unterhalb des inneren Pfeilers, der Oberfläche seines basalen Protoplasmas dicht aufgelagert, findet sich ein spiralig verlaufender Zug, der bei verschiedenen Tieren sehr verschieden stark ausgebildet ist (Fig. 7). Der Verlauf der Fasern jenseits des Tunnels ist bei den grossen Säugern nur teilweise zu beobachten. Sie ziehen zwischen den Deitersschen Zellen oder biegen im Winkel um und ziehen an

der Innenseite der Reihen der Deitersschen Zellen in spiraler Richtung weiter. Die Querschnitte dieser spiralen Fasern sieht man, wie bekannt, der Kontur des Protoplasmas dieser Stützzellen auf Radiärschnitten als Punktreihe anliegen (Fig. 6). Auch ihre Ausbildung ist sehr ungleich bei verschiedenen Tieren. Was die Beziehung zu den äusseren Haarzellen betrifft, so sind die Aufschlüsse, die wir bei grossen Säugern erhalten können, sehr ungenügend, da eine wirklich kontrastierende Färbung der Nerven am basalen Zellpol nicht zu erzielen ist. Das Herantreten der Nerven an die Haarzelle durch den Schlitz, den der Stützkelch nach innen offen lässt, konnte ich bei den grossen Säugern nicht beobachten, während dies, wie Katz (24) und Held (20) es beschrieben, bei Nagern sehr oft von mir gesehen wurde. Es kann mit den jetzt bekannten Methoden nur bei Embryonen und ganz jungen Tieren mit wenig verknöchertem Petrosum über diese Verhältnisse Aufschluss gewonnen werden. Dagegen lassen die grossen Säuger manche interessanten Einzelheiten hinsichtlich der Beziehungen der marklosen Fasern untereinanader und zu den Elementen des Cortischen Organs erkennen. Es stehen ja gerade in dieser Region die Fasern unter ganz ungewöhnlichen Bedingungen, indem sie nirgends ein Zwischen- oder Stützgewebe besitzen und teilweise ganz frei verlaufen. Ihre Beziehungen zu dem basalen Teil der Grenzzellen, der Innenphalangen und der Deitersschen Stützzellen sind so innige, dass man kaum unterscheiden kann, ob sie bloss in rinnenförmigen Vertiefungen in deren Protoplasma verlaufen oder tatsächlich streckenweise von ihrem Protoplasma eingehüllt werden. Letzteres würde den Angaben Helds über das embryonale Auswachsen der Achsenzylinder entsprechen.

Im Tunnelraum sind die Fasern am besten der Beobachtung zugänglich (Fig. 45); man erkennt an allen neben schwer zu unterscheidenden Fibrillen einen zarten, protoplasmatischen Belag, der an allen den Stellen kräftiger ausgebildet ist, wo die Faser in nächster Nähe eines anderen Gebildes verläuft, so insbesondere an Teilungsstellen der Fasern findet sich ein kleines, dreieckiges Protoplasmaklümpchen, aber auch dort, wo die Fasern an den Pfeilern vorüberziehen, sind sie mit der die Pfeilerfasern umhüllenden protoplasmatischen Aussenschicht durch ein hyalines Klümpchen perifibrillärer Substanz verbunden. Ausser typischen,

dendritenartigen Teilungen (Fig. 43, 45) von Fasern sieht man im Tunnelraum auf zur Membrana basilaris parallelen Schnitten auch das Zusammentreten und Verschmelzen von getrennt aus der Habenula perforata austretenden Fäserchen, auch eine netzartige Verbindung stärkerer, glatter Fasern durch dicht anliegende variköse ist nichts Seltenes (Fig. 45). An den Kreuzungspunkten erscheinen die Fasern wieder durch Protoplasmaklümpchen der Perifibrillärsubstanz verbunden. An diesen finden sich kleine, 1—2 μ grosse, scharf konturierte Körperchen, die wenig färbbar sind und keine innere Struktur zeigen. Diese Gebilde, die schon beschrieben wurden, als Kerne zu deuten, scheint mir mangels irgendwelcher deutlicher Chromatinstrukturen nnd bei ihren geringen Dimensionen nicht möglich. Bei Quellung durch schlechte Fixierung können sie allerlei Formen annehmen.

Was Verlauf und Aufzweigung der Fasern im Cortischen Organ betrifft, so bestätigen die neueren Methoden im wesentlichen dasjenige, was Ebner (14) in Köllikers Handbuch in der schematischen Zusammenfassung der früheren Ergebnisse dargestellt hat. Ich konnte dendritische Verzweigungen der vom Ganglion ausgehenden Fasern vor und gleich nach dem Austritt aus der Habenula perforata beobachten. Ebenso jene Fasern, die jenseits des Tunnels mit mehrfachen Knickungen an verschiedenen Spiralzügen Anteil nehmen und deren Verlauf ich schon in einer früheren Arbeit beschrieben habe (Fig. 43). Auch konnte ich Fasern durch das Ganglion spirale hindurchziehen sehen, welche anscheinend mit keiner Ganglienzelle in Verbindung traten und offenbar von weiter entfernten Zellen stammten. Von spiral verlaufenden Fasern lassen sich, abgesehen von den im Bereich der markhaltigen Fasern gelegenen, fünf Züge unterscheiden. Der innerste ist unter den inneren Haarzellen gelegen, er ist bei allen Tieren, die ich untersuchte, nur schwach entwickelt (Fig. 43). Ein weiterer Zug liegt innerhalb des Tunnels dem inneren Pfeiler, wo dessen Fussteil sich verjüngt, angeschmiegt; er ist bei manchen Tieren seiner geringen Ausbildung wegen leicht zu übersehen, bei anderen aber, speziell den Wiederkäuern, sehr kräftig entwickelt (Fig. 7, 45). Die jenseits des Tunnels gelegenen drei Stränge, deren innige Verbindung mit den Fussteilen der Deitersschen Zellen oben geschildert wurde, bilden entweder ein Band, das nur aus einer Reihe von Fasern besteht,

oder es sind in dieses Band stellenweise dickere Stränge von Fasern eingeschaltet, ein Zustand, der, wie bekannt, beim Menschen, wo dicke, kompakte Stränge sich finden, besonders stark ausgebildet ist. Ich möchte noch nebenbei erwähnen, dass ich bei jungen Mäusen auch noch eine oder die andere Faser halb spiral, halb bogenförmig im Gebiete der Hensenschen Zellen verlaufen sah; ob solche Fasern, schliesslich im Bogen zurücktretend, doch mit äusseren Haarzellen in Verbindung treten, war mir nicht möglich, zu ermitteln (Fig. 44). Das Vorkommen solcher Fasern ist auch von Ichita Kishi (23) und Held (19) festgestellt worden.

Über das Verhältnis der Fasern zu den Haarzellen gibt in viel höherem Maße, als es bisher möglich war, die Methode von Cajal Aufschluss, wenn sie bei Embryonen und jungen Tieren angewendet wird. Wenn es auch wahrscheinlich ist, dass bei den einzelnen Säugern in bezug auf Details Verschiedenheiten bestehen dürften, so können doch die bei kleinen Säugern, speziell bei der Maus, bestehenden Verhältnisse als im wesentlichen bei allen Säugern gültig erscheinen, da ja auch die vestibularen Nerven der verschiedenen Säuger weitgehende Übereinstimmung zeigen.

Zur Untersuchung wurden Mäuseembryonen allen Alters verwendet, ferner neugeborene Mäuse und solche aus den ersten Lebenswochen.

Gute Färbungen im Gebiete des Cortischen Organs erzielte ich mit beiden Modifikationen des Cajalschen Verfahrens bei Mäusen vom 11 mm langen Embryo bis zum Alter von 20 Tagen. Beim älteren, ausgewachsenen Tier lässt der Knochen nur partielles Gelingen der Färbung zu; aber man kann immerhin noch manches, insbesondere in Schnittserien senkrecht auf den Modiolus, erkennen. Bei der grossen Anzahl der gefärbten Elemente kann man natürlich nicht wie in Präparaten der Chromsilbermethode in ganz dicken Schnitten die Fasern auf grosse Strecken übersehen, immerhin lassen sich auch in 30—40 μ dicken Schnitten noch Achsenzylinder auf grössere Entfernung verfolgen. Schon zu einer Zeit, da das Cortische Organ noch einen nicht weiter differenzierten Epithelwulst darstellt (Embryonen von 8—11 mm) findet man die Achsenzylinder als feine Bündel vom Ganglion cochleare ausgehen. Bald werden die Fibrillen für sich getrennt,

bald zusammenklebend als dicker Achsenzylinder gefärbt, und es ist nicht immer zu unterscheiden, ob parallel laufende, zarte Fibrillen zu einem oder zu mehreren Achsenzylindern gehören. Man kann immer nur einige wenige der gefärbten Fäserchen bis ins Epithel verfolgen, und zwar etwa bis zur Grenze des grossen und kleinen Epithelwulstes. Sie verschwinden hier, indem sie sich spitz zulaufend bis zur Unsichtbarkeit verjüngen. Knöpfchenartige Bildungen wurden nicht beobachtet. Die später im Gebiete der markhaltigen Fasern gelegenen Spiralzüge sind zu dieser Zeit schon deutlich entwickelt.

In späteren Stadien finden wir Fasern bis in die Gegend jener Epithelien vorgeschoben, die sich zu Haarzellen entwickeln. Ihr letztes sichtbares Ende ist immer vom unteren Zellpol noch durch einen ziemlichen Abstand getrennt. Zugleich sieht man in den inneren Haarzellen unterhalb des Kerns und den unteren Zellpol erfüllend, ein sehr dichtes Netzwerk von Fibrillen auftreten. Neben dem Kern und oberhalb desselben im Haarzellenkopf liess sich dasselbe erst bei neugeborenen Tieren deutlich darstellen (Fig. 38). Schliesslich finden wir Achsenzylinder und Zelle sich vereinigen, wie es bei Besprechung der Maculae und Cristae geschildert wurde. Derselbe Vorgang spielt sich später an den äusseren Haarzellen ab und zwar sind die basalen Partien der Canalis cochlearis den jeweils höheren in bezug auf diese Entwicklungsvorgänge, wie in bezug auf Differenzierung überhaupt, voraus. Diese Vorgänge dürften noch weit in das extrauterine Leben sich hinziehen, wie lange, ist natürlich nicht leicht zu bestimmen. Die spiralen Faserzüge sind schon viel früher gut entwickelt. Dendritenbildung jenseits des Canalis cochlearis ist nur selten zu finden (Fig. 41); es ist nicht undenkbar, dass noch später die Bildung von Dendriten zustande kommt. Die ausgebildete Haarzelle enthält dicht unter der Oberfläche ein engmaschiges Gitterwerk von Neurofibrillen. Die Maschen sind oberhalb des Kernes lang und schmal, unterhalb des Kernes eng und rundlich, letztere werden selten rein imprägniert, verkleben häufig und sehen dann wie ein kompakter Körper aus; die Fibrillen des Achsenzylinders gehen in das basale Gitter direkt über (Fig. 40, 41, 42).

Nur in frühen Stadien (Embryonen bis 15 mm) findet man auf Radiärschnitten durch die Schnecke einzelne Achsen-

cylinder im Gebiete des grossen Epithelwulstes nach innen von den inneren Haarzellen gelegen. Diese Achsencylinder lassen sich bei der späteren Entwicklung nicht mehr konstatieren und gehen vielleicht wieder zu Grunde; ob sie bei einer phylogenetisch älteren Form vorhanden sind, ist fraglich.

Was die Ganglienzellen des Ganglion spirale betrifft, so möchte ich sie bei einer anderen Gelegenheit zum Gegenstande einer besonderen Untersuchung machen. Hier soll nur erwähnt werden, dass sich manchmal sowohl mit Osmium und Holzessig, als insbesondere mit Hilfe der Kalibichromat-Formol-Eisessig-Fixierung und Eisenhämatoxylin eine ziemlich kräftige, innerhalb der bindegewebigen Kapsel gelegene Markscheide darstellen lässt, die, der Oberfläche der Ganglienzelle dicht anliegend, von der Kapsel durch einen vielleicht durch Kunstprodukt entstandenen Spaltraum getrennt erscheint. In anderen Fällen lässt sich wieder von einer Markscheide nichts nachweisen. Gegen die Markscheide der Faser ist die Markscheide der Zelle durch eine den Ranvierschen Einschnürungen entsprechende Bildung abgegrenzt. Die Neurofibrillen der ein- und austretenden Fasern sind viel weniger zahlreich als die in der Zelle befindlichen; Teilungen und Netzbildung derselben ist daher höchst wahrscheinlich. Pigment in den Nervenzellen ist selten.

Wenn wir die Resultate vorliegender Untersuchung zusammenfassen, so ergibt sich:

Das Gehörorgan der grösseren Säuger entspricht in anatomischer und cytologischer Hinsicht ziemlich genau der Schilderung, welche die Autoren von dem Gehörorgan kleinerer Säuger gegeben haben.

Bei allen untersuchten Tieren lassen sich im wesentlichen die von Held beschriebenen Stützapparate im Cortischen Organ nachweisen und deren mit der Windung sich ändernde Ausbildung. Diese Stützapparate zeigen bei den einzelnen Tieren verschiedene charakteristische Eigentümlichkeiten; im wesentlichen ist aber ihre Struktur überall dieselbe.

Das von Held zuerst beschriebene Zellelement, die Innenphalange, sowie die sogenannte Grenzzelle ist auch bei den grösseren Säugern vorhanden. Es lassen sich in diesen Zellen Stützfaserstrukturen nachweisen. Bei den Wiederkäuern bestehen mehrere Reihen von Grenzzellen.

Dagegen gibt es bei guter Fixierung Elemente, welche den „kleinen Körnern" der Autoren entsprechen, nicht. Durch das Zusammenwirken aller Stützelemente erscheinen die Sinneszellen nicht nur aufgehängt, sondern an beiden Enden befestigt und fast vollkommen frei in der Endolymphe ausgespannt und vor gegenseitiger Annäherung geschützt. Eine gelenkige Verbindung der Pfeilerzellen scheint ausgeschlossen.

Was die Haarzellen selbst betrifft, so kann man an ihnen ausser der differenzierten Kopfplatte und deren Einschluss jenen Körper unterscheiden, der als Hensenscher Körper bekannt ist; er scheint in die Kategorie jener intrazellularen Gebilde zu gehören, die man als Trophospongien bezeichnet.

Das Protoplasma aller Sinneszellen erscheint bei gelungener Fixierung nicht homogen; es enthält fibrilläre Elemente. Die neueren Silbermethoden zeigen diese Fibrillen als Netze und Gitter angeordnet, die in die Fibrillen der Nerven direkt übergehen.

Dies gilt für alle Sinneszellen des Labyrinths. Der sogenannte Retziussche Körper in den äusseren Haarzellen dürfte einer Verdichtung des Fibrillennetzwerkes entsprechen.

Was die Innervation des Labyrinths der Säuger betrifft, so lässt sich auch hier die Versorgung mit zweierlei Fasern feststellen, wie sie von Cajal beim Hühnerembryo für die Cristae beschrieben wurden. 1. Dicke Fasern, deren Neurofibrillen mit den Neurofibrillen der Sinneszelle zusammenhängen, 2. dünne, schwer darzustellende Fasern, deren Fibrillen an der Peripherie in einem Endknopf umbiegen und den freien Endigungen im Epithel überhaupt entsprechen.

Diese Verhältnisse gelten für Maculae und Cristae. Fibrillen desselben Achsenzylinders verbinden sich häufig mit Fibrillen verschiedener Sinneszellen, aber auch Fibrillen derselben Zelle konnten mit Sicherheit in Verbindung mit Fibrillen verschiedener Axone nachgewiesen werden.

Die Verbindung zwischen Zelle und Achsenzylinder scheint nach den bisherigen Ergebnissen der Untersuchung an Embryonen dadurch zustande zu kommen, dass die im Achsenzylinder und in der Sinneszelle ursprünglich getrennten Fibrillen durch Verwachsung zu einer Kontinuität werden. Ein Einwachsen von Fibrillen vom Achsenzylinder in die Zelle erscheint ausgeschlossen, ebenso ein Auswachsen der Achsenzylinder aus der Sinneszelle.

Es dürfte somit am Platze sein, die Sinneszellen des Labyrinths als periphere Nervenzellen aufzufassen und eine sekundäre Verschmelzung ihrer Fibrillen mit denen eines entgegenwachsenden Achsenzylinders anzunehmen. Man müsste denn die umstrittene Behauptung annehmen, dass die Ganglienanlage des Labyrinths aus dem Labyrinthbläschen und nicht aus der Ganglienleiste sich entwickle, und auf diese Weise von vornherein im Sinne Hensens kontinuierliche Zellzusammenhänge vorhanden seien, die durch ihre Feinheit jenseits des Bereichs unserer Methoden und optischen Hilfsmittel gelegen wären. Dieser Punkt, vor allem die Anlage der Labyrinthganglien, bedarf noch eingehender Aufklärung. Ich möchte nebenbei bemerken, dass ich bei Anstellung der Untersuchung am wenigsten an die Möglichkeit des so rätselhaften Auswachsens der Achsenzylinder geglaubt habe, viel eher an das Vorhandensein einer Zellkette wie sie speziell Dhorn bei den Lorenzinischen Ampullen der Selachier beschrieben hat, dass aber die Bilder der Cajalschen Methode eine solche Deutung kaum zulassen dürften, wenigstens was die Strecke der nervösen Verbindung innerhalb der Anlage des Cortischen Organs betrifft. Auch das vollständige Fehlen von Zellkernen auf dieser Strecke der Nerven im ausgebildeten Organ würde eine solche Deutung der Entstehung der Achsenzylinder wenigstens an diesem Orte viel gezwungener erscheinen lassen, als die Annahme von auf dieser Strecke auswachsenden Achsenzylindern.

Was die Verwertung der histologischen Befunde zur Stütze einer der bestehenden Hörtheorien betrifft, so hat schon Ebner (14) in ausgezeichneter Weise die Tatsachen erörtert, welche derzeit uns veranlassen, eine andere Erklärung für die Wirkungsweise des Cortischen Organs zu suchen, als es die Helmholtzsche Theorie annahm. Ich möchte hier nochmals betonen, dass die besonders innige Vereinigung aller Teile des Cortischen Organs und der Membrana basilaris untereinander und das Fehlen isolierter Leitungen (19), das auch mit den neueren Methoden besonders zutage tritt, dieser Theorie widerspricht. Was die Längenverhältnisse der Fasern der Membrana basilaris betrifft, deren Verhalten in neuerer Zeit für und gegen die Gültigkeit der Helmholtzschen Theorie wiederholt ins Feld geführt wurde, so zeigen die Maße, die wir bei den Haustieren finden, ungefähr dasselbe Verhalten, wie es von den sonst untersuchten Säugern

bekannt ist. Bei der Suche aber nach anderen „abgestimmten“ Resonatoren, ganz im allgemeinen von gleichartigen Objekten verschiedener Dimension, finden wir auf jedem Radiärschnitt alle Elemente des Cortischen Organs dem nächst tiefer gelegenen an Grösse überlegen und zwar in ganz beträchtlichem Maße. Insbesondere zeigen es die Haarzellen. Dieses muss um so mehr auffallen, da wir gewohnt sind, bei gleichartigen Zellen, die ein Organ zusammensetzen, und ganz besonders in Sinnesorganen wenig Grössenunterschiede zu finden. Weist doch schon die frühe Anlage, die besondere Struktur, die ganz exceptionelle Verbindung mit anderen Zellen durch „Ausspannung“ darauf hin, dass wir hier den eigentlichen Sitz der Umwandlung der Energie der Aussenwelt in den „nervösen“ Prozess zu suchen haben. Und da doch ohne Zweifel diese Vorgänge Stoffwechselvorgänge sind, so erscheinen gerade wieder die Haarzellen durch ihr fast allseitiges Umgebensein mit Endolymphe zu raschen Stoffwechselvorgängen besonders prädestiniert. Auch ihre postmortale Vergänglichkeit erlaubt uns, auf die Labilität ihres Protoplasmas im Leben zurückzuschliessen. Das Bestehenbleiben eines dem als Stoffwechselorgan der Zelle gedeuteten Trophospongium ähnlichen Gebildes, das in den anderen Zellen des Ductus cochlearis sich zurückbildet, kann diese Ansicht nur fördern. Die verschiedene Länge der Hörhaare in verschiedenen Höhen des Cortischen Organs entspricht nicht vollkommen der Verschiedenheit der Längsdimension dieser Zellen. Die von Held zuerst richtig beschriebene Form und Anordnung der Haare konnte ich vollkommen bestätigen, möchte aber noch nicht entscheiden, ob die immerhin geringe Längendifferenz dieser Gebilde uns berechtigt, etwa in ihnen, wie Held (20) in Anlehnung an Vorstellungen Hensens es andeutet, die gesuchten „abgestimmten Resonatoren“ zu sehen. Ein freies Schwingen erscheint bei ihnen in den Fällen, wo sie mit der Membrana tectoria durch Fädchen verbunden sind, stark in Frage gestellt. Dass die Hörhaare aber und die Membrana tectoria bei der Erregung der Haarzellen eine Rolle spielen, ist nach dem geschilderten Lageverhältnis mehr als wahrscheinlich.

Besonders aber soll betont werden, dass die ganz auffallende Ausspannung der Haarzellen darauf hindeutet, dass auch der Spannungszustand derselben eine wichtige Rolle beim Entstehen der Gehörsempfindung spielen dürfte.

Was die neueren Erklärungsweisen der Funktion der Papilla basilaris betrifft, speziell die Ausführungen Zwaardemakers (47) und ter Kniles (31), so möchte ich mich auf eine nähere Erörterung dieser Theorien nicht einlassen, vor allem, da ich der Überzeugung bin, dass die tatsächlich intra vitam bestehenden physikalischen Eigenschaften der hier in Betracht kommenden Elemente noch lange nicht soweit sicher bekannt sind, um eine derartige physikalische Behandlung zu erlauben. Immerhin aber soll hier bemerkt werden, dass meine Befunde in jeder Hinsicht eher die Ansicht ter Kuiles (32) zu stützen geeignet sind. Speziell erscheint mir ein Gedrücktwerden der Haarzellen durch die anderen Elemente des Cortischen Organs vollkommen ausgeschlossen, ihre Erregung von den Hörhaaren aus oder durch Veränderungen in ihrem Ausspannungszustand viel naheliegender. Es ist recht wahrscheinlich, dass bei allen denkbaren Massenverlagerungen innerhalb des Ductus cochlearis die Membrana basilaris samt dem Cortischen Organ und die Membrana tectoria in gleicher Richtung verlagert werden dürften, durch ihre verschiedene Spannung und Trägheit dürften sie aber immerhin gegeneinander verlagert werden, was jedenfalls im Spannungszustand der Haarzellen Veränderungen herbeiführen muss.

Verlagerungen im Cortischen Organ im Sinne einer tatsächlichen Gelenkbewegung zwischen den Pfeilern sind durch deren Verkittung nicht denkbar, Bewegungen im selben Sinne aber durch die Elastizität der äusseren Pfeiler erklärbar.

Bei der Untersuchung des Hörvorganges wird man wohl den Hörhaaren neuerdings seine Aufmerksamkeit widmen müssen, aber nicht nur den Verhältnissen in der Cochlea. Auch die Einrichtungen in den Maculae und Cristae, deren Verhältnisse in der letzten Zeit fast nur mehr vom Standpunkte ihrer Funktion zur statischen Orientierung betrachtet wurden. Deuten doch die interessanten Versuche von Piper (38) darauf hin, dass diese Endorgane nicht so ganz unbeteiligt am Hörakte sind, als es die Mehrzahl der Physiologen entgegen dem Standpunkte von Hensen anzunehmen geneigt waren.

Wien, Januar 1907.

Literaturverzeichnis.

1. Alexander: Das Labyrinthpigment des Menschen und der höheren Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 58, 1901.
2. Alexander und J. Tandler: Untersuchungen an kongenital tauben Hunden etc. Arch. f. Ohrenheilk., Bd. 64, 1905.
3. Ayers: On the Membrana basilaris, the membrana tectoria and the nerveendings of the human ear. Zoological Bulletin, Boston, Vol. 1, p. 275 (Journal of Morphology, Vol. 6, 1892.
4. Bielschofski: Die Silberimprägnation der Neurofibrillen. Neurol. Zentralbl., 1903.
5. Derselbe: Die Darstellung der Achsenzylinder peripherer Nervenfasern und der Achsenzylinder zentraler. markhaltiger Nervenfasern. Journ. f. Psych. u. Neurol., Bd. 4, 1905.
6. Böttcher: Über Entwicklung und Bau des Gehörlabyrinths. 1869.
7. Cannieu: Journal de l'anatomie et physiologie. Paris, 35. ann., p. 1.
8. Ramon y Cajal: Trabajos del Labor de Investigaciones biologicas. Univ. Madrid, 1903, 1904, 1905.
9. Carl: Beiträge zur Morphologie des Utriculus und Sacculus und ihrer Anhänge bei den Säugetieren. Anatomische Studien, herausg. v. Hasse, Bd. 1, 4. Heft, Leipzig 1873.
10. Deiters: Untersuchungen über die lamina spiralis membranacea. Bonn 1860.
11. Denis: Archives de Biologie, Tome 18.
12. Denker: Vergleichende anatomische Untersuchungen über das Gehörorgan der Säugetiere nach Corrosionspräparaten und Knochenschnitten. Leipzig 1899.
13. Dupuis: Die Cortische Membran. Anatomische Hefte, Bd. 3.
14. Ebner-Kölliker: Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 1902/03.
15. Ebner: Bericht d. naturw.-med. Ver. in Innsbruck, 1872.
16. Engelmann: Funktion der Otolithen. Zoolog. Anzeiger, Bd. 10, 1881.
17. Ferré: Contribution à l'étude du nerf auditif. Bulletin de la Société de Zoologie de France.
18. Gottstein: Über den feineren Bau und die Entwicklung der Gehörschnecke bei Menschen und den Säugern. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 8, 1872.
19. Held: Archiv f. Anat. u. Phys., 1897.
20. Derselbe: Untersuchungen über den feineren Bau des Ohrlabyrinths der Wirbeltiere. (Zur Kenntnis des Cortischen Organs und der übrigen Sinnesapparate des Labyrinths der Säuger.) Abhandlungen der mathematisch-physikalischen Klasse der sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, Leipzig, Bd. 28.
21. Hensen: Zur Morphologie der Schnecke des Menschen und der Säugetiere. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. 13, 1863.
22. Joseph, H.: Zur Kenntnis vom feineren Bau der Gehörschnecke. Anat. Hefte, Bd. 46, 1900.

23. Ichita-Kishi: Über den Verlauf und die periphere Endigung des Nervus cochlearis. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56, p. 144.
24. Katz: Über die Endigung des Nervus cochlearis im Cortischen Organ. Arch. f. Ohrenheilkunde, 1896.
25. Derselbe: Beiträge zur Frage über die Verbindung der Cortischen und Deitersschen Zellen und deren Gestalt. Monatsschrift f. Ohrenheilkunde, 1888.
26. Kolmer: Über die Endigungsweise des Nervus octavus. Zentralbl. f. Physiol., 1904.
27. Derselbe: Über das Verhalten der Neurofibrillen an der Peripherie. Anat. Anz., Bd. 26, 1905.
28. Derselbe: Zur Kenntnis des Verhaltens der Neurofibrillen an der Peripherie. Anat. Anz., Bd. 27, 1905.
29. Krause, R.: Handbuch der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere.
30. Derselbe: Die Endigungen des Nervus acusticus im Gehörorgan des Flussneunauges. Sitzungsber. d. preuss. Akad. d. Wissenschaften, Bd. 48, 1905.
31. E. ter Knile: Die richtige Bewegungsform der Membrana basilaris. Pflügers Archiv, Bd. 79, p. 484.
32. Derselbe: Zur Funktion der Papilla acustica basilaris. Arch. f. Physiol., 1906, p. 127.
33. Lavdowsky: Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 13, 1877.
34. Lenhossék: Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane, 1894.
35. London: Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 66, 1905.
36. London und Pesker: Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 67, 1906.
37. Mann: Physiological Histology, 1902.
38. Piper: Physiologisches Zentralbl., 1906.
39. Prenant: Internat. Monatsschrift f. Anatomie u. Physiologie, Bd. 9.
40. Retzius: Das Gehörorgan der Wirbeltiere. 1881.
41. Derselbe: Biologische Untersuchungen. I, III, V, IX, XII.
42. Rickenbacher: Untersuchungen über die embryonale Membrana tectoria des Meerschweins. Anatom. Hefte, Bd. 16.
43. Schulze, Max: Über die Endigungsweise des Hörnerven im Labyrinth. Müllers Archiv, 1858.
44. Spee: Mitteilungen zur Histologie des Cortischen Organs und der Gehörschnecke des erwachsenen Menschen. Verhandlung der anat. Gesellschaft, Bonn 1901 und Münchener mediz. Wochenschrift, 1902, Heft 3.
45. Waldeyer: Strickers Handbuch der Gewebelehre, 1872.
46. Wulf: Über die Dimensionen des Bogengangsystems bei den Wirbeltieren. Arch. f. Anat. u. Phys., 1901, p. 57.
47. Zwaardemaker: Über den Schalldruck im Cortischen Organ als den eigentlichen Gehörreiz. Arch. f. Physiol., 1905, Supplementbd., 1. Hälfte.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXVII–XL.

Die Abbildungen wurden mit Hilfe des Zeiss-Abbéschen Zeichenapparates hergestellt.

Fig. 1. Radiärschnitt durch die Schnecke eines Schweins. Kalibichromat-Formol-Eisessig-Fixation. Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Zeiss' Achromat a_3 Ok. 4.

Fig. 2. Querschnitt durch den Boden des Canalis cochlearis vom Schwein. Anfang der Basalwindung. Fixierung und Färbung wie Fig. 1. Zeiss' Apochr. 4 mm Ok. 4.

Fig. 3. Der entsprechende Querschnitt aus der zweiten Windung; sonst wie Fig. 2.

Fig. 4. Der entsprechende Querschnitt aus der dritten Windung; sonst wie Fig. 2.

Flg. 5. Radiärschnitt durch die Basalwindung des Cortischen Organs eines ausgewachsenen Schweines. Kalibichromat-Formol-Eisessig-Fixierung. Eisenhämatoxylin. Zeiss' Aprochromat 1,40, Apert. 2 mm, Kompens.-Ok. 12.

Fig. 6. Radiärschnitt durch die Basalwindung des Cortischen Organs einer 6 Monate alten Ziege. Färbung, Fixierung und Vergrösserung wie Fig. 5.

Fig. 7. Radiärschnitt durch das Cortische Organ der zweiten Windung eines halbjährigen Kalbes. Färbung und Fixierung wie Fig. 5. Zeiss' Aprochr. 1,40, Apert. 3 mm, Kompens.-Ok. 6.

Fig. 8. Vier Aussenpfeiler vom Schwein, aus einer Schnittserie parallel zum Modiolus, vom Tunnelraum her gesehen. Bei a Zusammenhang der Stützfasern in Kopf und Phalangenfortsatz. Fixierung und Fortsatz wie Fig. 5. Zeiss' Apochromat 1,40. Apert. 2 mm. Kompens.-Ok. 12.

Fig. 9. Aus einer senkrecht auf den Modiolus geführten Schnittserie vom Schwein, Köpfe von inneren Haarzellen (I. H.) mit Innenphalangen und Grenzzellen, Köpfe der ersten äusseren Haarzellenreihe; Strukturbild der Pfeilerköpfe von oben gesehen. Fixierung und Färbung wie Fig. 5. Zeiss' Apochr. 1,40, Apert. 2 mm, Kompens.-Ok. 12.

Fig. 10. Aus einem Radiärschnitt durch das Cortische Organ des Schweins zweite Windung. Verbindung und Struktur der Pfeilerköpfe. Sonst wie Fig. 9.

Fig. 11. Aus einer Schnittserie senkrecht auf den Modiolus. Flachschnitt durch die Pfeilerköpfe, Kopfplatten der inneren Haarzellen und Innenphalangen. Fixierung, Färbung und Vergrösserung wie Fig. 9.

Fig. 12. Aus einer Schnittserie senkrecht auf den Modiolus. Links mehr oben, rechts tiefer durchschnittene Pfeilerköpfe, äussere und innere Haarzellen. Sonst wie Fig. 9.

Fig. 13. Doppelte Innenphalange zwischen zwei inneren Haarzellen. Sonst wie Fig. 9.

Fig. 14. Aus einer Schnittserie senkrecht auf den Modiolus. Drei innere Haarzellenköpfe mit Innenphalangen und Grenzzellen. Stützfaserbildung in den Grenzzellen. Sonst wie Fig. 9.

Fig. 15. Deiterssche Zelle in Verbindung mit geschrumpfter Haarzelle aus einem Schiefschnitt des Cortischen Organs vom Schwein. Zweite Windung; der Fortsatz zum oberen Kopf entspringt aus dem Stützkelch. Sonst wie Fig. 9.

Fig. 16. Obere Hälfte einer Deitersschen Stützzelle samt Haarzelle, der obere Fortsatz zum oberen Kopf entspringt unterhalb des Kelches. Sonst wie Fig. 9.

Fig. 17. Deiterssche Stützzelle, die zwei Stützkelche bildet. Zeiss' Apochr. 1,40, Apert. 3 mm, Kompens.-Ok. 6.

Fig. 18. Deiterssche Stützzelle vom Schwein aus dem Beginn der zweiten Windung. Kalibichromat-Formol-Eisessig-Fixierung. Helds Beize. Eisenhämatoxylin. Zeiss' Apochr. 1,40, Apert. 2 mm, Kompens.-Ok. 6.

Fig. 19. Äusserste, bogenbildende Deiterssche Stützzelle aus der Mitte der zweiten Windung des Cortischen Organs vom Schwein. Schnitt nicht vollständig radiär. Sonst wie Fig. 18.

Fig. 20. Totopräparat des Cortischen Organs vom Schwein von oben gesehen. Osmium Glycerin. Zeiss' Apochromat 1,40, Apert. 3 mm, Kompens.-Ok. 8.

Fig. 21. Aus einem Radiärschnitt durch die zweite Windung des Cortischen Organs vom Schwein, Innere Haarzelle mit an sie herantretenden, marklosen Fasern, fibrilläre Strukturen im Innern der Haarzelle. Struktur der Pfeilerköpfe. Zeiss' Apochromat 1,40, Apert. 2 mm, Kompens.-Ok. 12.

Fig. 22. Äussere Haarzelle, aus dem Ende der zweiten Windung vom Schwein. Fibrilläre Strukturen. glatte Zellmembran, Retziusscher Körper. Vergr. wie Fig. 21.

Fig. 23. Aus einem Schiefschnitt des Cortischen Organs. Ende der Basalwindung. Umfassung der Basalteile der äusseren Haarzellen durch die Stützkelche. Vergr. wie Fig. 21.

Fig. 24. Drei äussere Haarzellen vom Meerschwein. Struktur der Hensenschen Körper. Fixation und Entkalkung in Trichloressigsäure. Eisenhämatoxylin. Vergr. wie Fig. 21.

Fig. 25. Aus einem Schiefschnitt des Cortischen Organs. Drei Köpfe innerer Pfeiler, zwei Köpfe von inneren Haarzellen, teilweise angeschnitten. Struktur und Insertion der Hörhaare vom Schwein. Kalibichromat-Formol-Eisessig-Fixation. Eisenhämatoxylin. Vergr. wie Fig. 21.

Fig. 26. Schnitt ungefähr durch die Mitte einer Crista ampullaris vom Schwein. Fixierung wie Fig. 25. Zeiss' Apochr. 4 mm, Kompens.-Ok. 4.

Fig. 27. Deiterssche Stützzelle vom Rind. Zweite Windung. Einschlusskörper. Zeiss' Apochr. 1,40, Apert. 2 mm, Kompens.-Ok. 6.

Fig. 28. Aus einem Schnitt, senkrecht auf den Modiolus vom Rind. Köpfe von drei inneren Haarzellen, umfasst von den Köpfen der Pfeiler,

den Innenphalangen und mehreren Reihen kleinerer Grenzzellen. Zeiss' Apochr. Apert. 1,40, 2 mm, Kompens.-Ok. 8.

Fig. 29. Sinneszelle in Verbindung mit einer Nervenfaser und Stützzellen aus einem Schnitt durch die Höhe der Crista ampullaris vom Pferd. Kalibichromat-Formol-Eisessig-Fixierung. Eisenhämatoxylin. Vergr. wie Fig. 28.

Fig. 30. Querschnitte von postganglionären Nervenfasern vom Pferd. A aus der Crista ampullaris, B aus dem Cortischen Organ. Osmium, Rubin. Zeiss' Apochr. 2 mm, Apert. 1,40, Kompens.-Ok. 18.

Fig. 31. Schnitt durch die Höhe der Crista ampullaris der erwachsenen Katze. Cajals Methode. Fibrillen der Haarzellen mit den Fibrillen der dicken Achsenzylinder in Kontinuität. Mehrere Zellen von einer Faser mit Fibrillen versorgt. Zarte Fasern des zweiten Typus; die eigentliche freie Endigung nicht im Schnitte zu sehen. Zeiss' Apochr., Apert. 1.40, 2 mm, Kompens.-Ok. 8.

Fig. 32. Haarzelle aus der Crista ampullaris der erwachsenen Katze. Fibrillengitter in der Zelle in Zusammenhang mit den Fibrillen des Achsenzylinders. Die oberhalb des Kerns gelegene Calotte des Zellkörpers weggeschnitten. Schnittdicke 4 μ. Cajals Methode. Silber-Fixation. Zeiss' Apochr., Apert. 1.40, 2 mm, Kompens.-Ok. 18.

Fig. 33. Schnitt durch die Macula utriculi von neugeborenen Menschen. Färbung und Vergrösserung wie 32. (Material vier Stunden post mortem fixiert).

Fig. 34. Schnitt durch den peripheren Teil der Crista ampullaris eines vierzigjährigen Mannes. Cajals Methode. Material sechs Stunden post mortem fixiert. (Postmortale Veränderungen.) Apochr. 1.40, 2 mm, Ok. 12.

Fig. 35. Aus einem Schnitt durch die Crista acustica eines Kalbes. Cajals Methode. Verbindung von Fibrillen zweier Achsenzylinder mit einer Sinneszelle. „Arkadenbildung". Zeiss' Apochr. 1.40, 2 mm, Ok. 12. (Material 15 Minuten post mortem fixiert.) Schnittdicke 6 μ.

Fig. 36. Schnitt durch die Macula sacculi eines 10,5 mm langen Mausembryos. Das Fibrillengitter entwickelt sich im basalen Anteil der Zelle. Fibrillen der Achsenzylinder erst stellenweise damit im Zusammenhang darstellbar. Schnittdicke 6 μ.

Fig. 37. Aus einem Schnitt durch die Crista ampullaris eines 10,5 mm langen Mausembryos. Entwicklung des Fibrillengitters in der oberen, peripheren Partie einer Sinneszelle. Cajals Methode mit ammoniakalischem Alkohol. Zeiss' Apochr. 1,40, 2 mm, Kompens.-Ok. 18.

Fig. 38. Aus einem Schnitt senkrecht auf den Modiolus der Schnecke einer neugeborenen Maus. Vier innere Haarzellen der Länge nach getroffen. Fibrillengitter, basale Verdichtung desselben zu stark imprägniert. Achsenzylinderfibrillen. Cajals Methode mit Silber-Fixation. Vergr. wie 37.

Fig. 39. Zwei Zellen aus der zweiten Reihe der äusseren Haarzellen. Neugeborene Maus. Cajals Methode. Durch teilweise Färbung des Fibrillengitters kommt die Form eines basalen Kelches mit Fortsätzen zustande. Vergr. wie 37.

Fig. 40. Schiefschnitt durch das Cortische Organ eines Mäuschens von sieben Tagen. Teilweise Darstellung des Neurofibrillengitters in inneren und äusseren Haarzellen. Die Fibrillen liegen der Kernoberfläche ganz nahe. Spiralfasern. Apochr. 1,40, 2 mm, Ok. 8.

Fig. 41. Aus einem zum Modiolus parallelen Schnitt durch das Cortische Organ einer 20 Tage alten Maus. Haarzellen der äussersten Reihe überfärbt im Zusammenhang mit Achsenzylinderfibrillen. Dendritische Aufzweigung eines Achsenzylinders. Apochr. 1,40, 2 mm, Ok. 12.

Fig. 42. Aus einem Schiefschnitt durch das Cortische Organ einer neugeborenen Maus. Gitterbildung in den äusseren Haarzellen. Spiralfasern. Cajalsche Methode mit ammoniakalischem Alkohol. Zeiss-Apochr. 1,40, 2 mm, Ok. 6.

Fig. 43. Schnitt senkrecht auf den Modiolus. Neugeborene Maus. Faserverlauf im Gebiete der inneren und ersten äusseren Haarzellenreihe (Schnittdicke 10 μ). Innere und äussere Spiralfasern. Dendritenbildung im Tunnel etc. Apochr. 1,40, 2 mm, Ok. 12.

Fig. 44. Schnitt entsprechend dem vorigen. Verlauf der die äusseren Spiralzüge bildenden Fasern. 2, 1,40 mm, Ok. 8, Cajals Methode.

Fig. 45. Schnitt senkrecht auf den Modiolus der Schnecke des Kalbes. Längsschnitt durch den Tunnelraum. (Schnittdicke 15 μ). In dieser Figur sind bei verschiedener Einstellung sichtbare Fasern in einer Ebene eingetragen, die dickeren, mehr geradlinigen, dunkler gezeichneten Fasern sind höher liegend zu denken. Man sieht sowohl getrennt aus der Habenula perforata austretende Fasern im Tunnelraum zu einer gemeinsamen Faser zusammentreten als auch Fasern, die vor dem Herantreten an die drei Reihen der Deitersschen Zellen, deren basale Teile mit den Stützfasern quer getroffen erscheinen, dendritisch sich teilen. Zeiss' Apochr. 1,40, Apert. 3 mm, Kompens.-Ok. 6. Sonst wie 29.

Fig. 46. Schnitt parallel zum Modiolus durch das Cortische Organ der Ziege. Der Schnitt verläuft hauptsächlich durch die erste Reihe der Deitersschen Stützzellen und Haarzellen und zeigt die Anordnung des an die erste Reihe der Deitersschen Zellen sich anlegenden Spiralfaserzuges. Bei A liefert eine Faser, die den Tunnelraum durchsetzt hat, durch dendritische Teilung drei nach einer Seite hin in verschiedenen Höhen verlaufende Spiralfasern. Apochr. 1,40, 3 mm, Ok. 4. Sonst wie 29.

Fig. 47. Dendritische Aufteilung einer Tunnelfaser an der innersten Deitersschen Zelle mit Übergang in zwei verschieden hoch verlaufende Spiralfasern. Schwein. Zeiss' Apochr. 1,40, Apert. 2 mm, Ok. 6, Technik wie 29.

Fig. 48. Verbindung der Hörhaare der drei äusseren Haarzellen mit der Membrana tectoria; aus einem Radiärschnitt durch die Schnecke eines ausgewachsenen Schweines. Zeiss' Apochr. 2 mm, Apert. 1,40, Ok. 6, Technik wie 29.

Fig. 49. Schiefschnitt durch den Rand des Limbus spiralis. Übergang der Epithelzellen des sulcus spiralus internus in die auf dem Limbus versenkten Epithelien. Technik wie 29.

Fig. 50. Schiefschnitt durch die Membrana tectoria vom Schwein. Zeiss' Apochr. 3 mm, Apert. 1,40, Ok. 4, Technik wie 29.

Die Figuren 1, 2, 3, 4 sind auf $^3/_4$, die Figuren 5, 6 7 u. 46 auf $^1/_2$ des Originals reduziert.

Die Entwicklung des Mesoderms bei der Ente, dem Kiebitz und der Möve.[1]

Von

Dr. **Paul Röthig**, Berlin.

Hierzu Tafel XLI, XLII und XLIII.

Meine Untersuchungen erstrecken sich auf die Entwicklungsvorgänge an den bebrüteten Eiern der Ente, des Kiebitzes und der Möve. Die Enteneier wurden mir aus Schleswig-Holstein geschickt, die Eier der Möve und des Kiebitzes kaufte ich in Berlin. Trotzdem bei allen eine beträchtliche Zeit zwischen dem Legen und dem Einlegen in den Brutapparat verstrichen war, entwickelten sie sich doch in der weitaus überwiegenden Mehrzahl in durchaus normaler Weise. Nur wenige Missbildungen kamen mir zu Gesicht; die eine von ihnen, die das Ei eines Kiebitzes betraf, soll in dieser Arbeit eingehender besprochen werden.

Den Bruteiern, die von weither gesandt werden, die also während des Transportes unvermeidlichen Erschütterungen ausgesetzt waren, muss man vor dem Einlegen in den Brutapparat die Möglichkeit gewähren, zur Ruhe zu kommen, und sie daher in einem kühlen Raum 24 h lang in horizontaler Lage ruhig liegen lassen. Erst dann soll die Bebrütung vorgenommen werden. Es ist dies eine Erfahrung, die den Geflügelzüchtern längst bekannt ist, und auch ich habe mich von ihrer Richtigkeit überzeugen können.

---

[1]) Die vorliegende Arbeit wurde angefertigt während meiner Assistententätigkeit im anat.-biolog. Institut (Berlin) und war bereits im Frühjahr 1904 fertiggestellt; aus äusseren Gründen wurde bisher von einer Publikation abgesehen, da beabsichtigt war, sie als Teil einer grösseren Monographie zur Entwicklungsgeschichte der Vögel zu benutzen. Da mich aber die Aufarbeitung meines in der Zwischenzeit gesammelten Materiales anderer Vogelarten doch noch längere Zeit in Anspruch nehmen wird, will ich diese Befunde beim Kiebitz, der Ente und der Möve schon jetzt veröffentlichen, wobei ich mir aber ein genaueres Eingehen auf die Literatur ausdrücklich für meine monographische Arbeit vorbehalte.

Die Enten legen von Ende April bis zu den ersten Tagen des August; meistens aber ist im Juni—Juli das Legegeschäft einige Wochen unterbrochen.

Über die Technik, die man bei der Bearbeitung so früher Entwicklungsstadien zu befolgen hat, um gute Präparate zu erhalten, habe ich mich in meinem „Handbuch der embryologischen Technik“ [Wiesbaden (J. F. Bergmann) 1904] im Abschnitt „Vögel“ des Genaueren ausgelassen, so dass hier nur auf die dort gegebene Darstellung verwiesen zu werden braucht. Die Oberflächenbilder sind unter meiner Kontrolle von Frl. N. Seeliger mit Hilfe des grossen Zeichenapparates von C. Zeiss (siehe mein „Handbuch“, S. 72, Fig. 15) gezeichnet worden, die Durchschnittsbilder sind Mikrophotographieen meiner Präparate.

Ich beginne nun mit der Beschreibung meiner Präparate. Bei dem Ei eines Kiebitzes, das 12h bebrütet und dann in eine Serie von Querschnitten zerlegt wurde, besteht, wie Fig. 1, Taf. XLII zeigt, die Keimscheibe aus zwei Zelllagen, einer oberen und einer unteren. Die obere weist deutlich die Charaktere eines epithelialen Zellblattes auf, die untere besteht aus unregelmässig gestalteten, locker nebeneinander liegenden Zellen, die verschieden stark mit Dotterkörnchen beladen sind. Die erstere ist das Ektoderm, die letztere das Entoderm. Seitlich geht das Entoderm in den Dotter über, und zwar zum Teil unter Faltenbildungen, wie man es auch links in meiner Abbildung sieht. Über die Entstehung dieser unteren Keimschicht kann ich nach meinen Präparaten, die einen Bebrütungszeitraum von 2h bis 12h umfassen und hauptsächlich von den Eiern der Ente gewonnen sind, nichts anderes aussagen, als dass man schon von den frühesten Stadien der Bebrütungszeit an zwei Schichten, eine obere und eine untere, unterscheiden kann. Der Unterschied gegen später besteht darin, dass zuerst die Zellen der unteren Schicht grösser sind, einen reicheren Gehalt an Dotterkörnchen zeigen und isolierter liegen. Später werden sie kleiner und vielgestaltiger, liegen aber noch immer ziemlich regellos unter der oberen Schicht. Die Aneinanderfügung zu einem geschlossenen Zellenblatte findet in ganz verschiedenen Gegenden der unteren Keimschicht statt: bald hauptsächlich in der Mitte, bald mehr vorn, bald mehr hinten. Dabei kann es sich ereignen, dass die

Zellen sich an manchen Stellen ganz besonders dicht der oberen Keimschicht anlagern, ja beinahe mit ihr zu verschmelzen scheinen. Ein Vorwachsen des Entoderms von hinten her und ein Endigen desselben vorn mit freiem Rande, wie es O. Hertwig für das Hühnchen angibt[1]), habe ich bei der Ente nicht beobachten können.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung kommt es zur Bildung des Primitivstreifens, von dem ich in Fig. 2 und 3, Taf. XLII zwei Abbildungen gebe, von denen Fig. 2 ihn in seinem vorderen, Fig. 3 in seinem hinteren Teile darstellt. Diese Präparate wurden von dem Ei einer Ente gewonnen, das $17^1/_2$ h bebrütet war. Es ist das jüngste Primitivstreifenstadium, das ich erhielt. Bei der Oberflächenbetrachtung der Keimscheibe war der Primitivstreifen gerade noch wahrzunehmen, bei der Betrachtung der Querschnittserie jedoch ergab es sich, dass ein schon weiter entwickeltes Stadium vorlag; denn auf eine Entfernung von 30 μ liess sich, ausgehend vom Vorderende des Primitivstreifens eine Verdickung des Entoderms nachweisen, die den sog. Kopffortsatz darstellt.

Zu der Bildung des Primitivstreifens führen, wie man a priori annehmen könnte, drei Wege: einmal nimmt er seinen Ursprung aus einer Wucherung des Ektoderms oder zweitens des Entoderms oder drittens sind beide Blätter an seiner Erzeugung beteiligt. Alle diese Möglichkeiten haben ihre Verteidiger gefunden. Für den ektodermalen Ursprung des Primitivstreifens sind u. a. Braun, Gerlach, Hertwig, Hoffmann, Kölliker, Mitrophanow, Nowack und Schauinsland eingetreten, während z. B. Will, der die Primitivplatte der Reptilien dem Primitivstreifen der Vögel homolog setzt, einer entodermalen Entstehung derselben das Wort redet. Eine Beteiligung beider Blätter nehmen Duval, Gasser, Klein, Zumstein u. a. mehr an. Ich stelle mich auf die Seite der zuerst genannten Forscher und meine, dass ursprünglich der Primitivstreifen aus einer Wucherung des äusseren Keimblattes entsteht, während eine Mitwirkung des Entoderms erst später stattfindet. Zur Begründung meiner Ansicht verweise ich auf die Figg. 4, 5 und 6, Tafel XLII. Diese Präparate stammen

[1]) O. Hertwig, Die Elemente der Entwicklungslehre. 2. Auflage. Jena 1904. S. 89, Figg. 86/87.

vom Ei eines Kiebitzes, das 36h bebrütet wurde, sich aber abnorm entwickelte. Es ist die Ausbildung des Entoderms unterblieben oder, wenn man anders will, ein Entoderm, das vielleicht bei dem Beginn der Bebrütung vorhanden gewesen war, hat sich zurück gebildet. Jedenfalls fehlt jetzt das untere Keimblatt, und doch ist es zur Ausbildung eines Primitivstreifens mit Primitivrinne und eines „Kopffortsatzes" gekommen. Hier also hat das Ektoderm allein den Primitivstreifen mit seinen Gebilden erzeugt. Fig. 4 zeigt unter dem Ektoderm den „Kopffortsatz", die beiden folgenden Schnitte (Fig. 5 und 6) den Primitivstreifen mit der Primitivrinne, von dem man in Fig. 6 schon deutlich seitlich Mesoderm abgehen sieht.

Unter normalen Verhältnissen trifft die vom Ektoderm ausgehende Wucherung sehr bald auf das Entoderm, und erst von diesem Moment an findet zusammen mit der Ektodermwucherung auch eine solche des Entoderms statt. Diese Entodermwucherung hat bei dem in Fig. 3 abgebildeten Schnitt einer Entenkeimscheibe von 17 ½ h eine solche Mächtigkeit erreicht, dass sie das Entoderm nach unten vorwölbt. Es ist das Gebiet des Knotens des Primitivstreifens, in welchem wir uns befinden, und hier also hat, wie es O. Hertwig auch beim Hühnchen nachgewiesen hat, eine Verwachsung des Primitivstreifens mit dem Entoderm stattgefunden. Von jetzt an haben wir im Primitivstreifen ektodermale und entodermale Elemente gemischt und ebenso auch in allen von ihm ausgehenden Bildungen. Solche sind eine seitlich von ihm gelegene Entodermverdickung, von derem lateralen Rande aus sich Mesoderm entwickelt, und die besonders deutlich auf den Figg. 24—22, Tafel XLII zu sehen ist, sowie eine vor ihm befindliche, der „Kopffortsatz".

Zum erstenmale deutlich sichtbar, sodass er gezeichnet werden konnte, traf ich den Primitivstreifen bei einer Ente, die 22h bebrütet wurde. Das Oberflächenbild dieser Keimscheibe ist in Fig. 1 (Taf. XLI) abgebildet, drei ausgewählte Schnitte der Serie in den Figg. 7—9, Taf. XLII. Auf dem ersten Schnitt durch diese Keimscheibe vor dem Primitivstreifen (Fig. 7) sieht man die Entodermverdickung, die den Kopffortsatz des Primitivstreifens darstellt. Man erblickt in ihr ein rundes Lumen, ein Befund, der für die Homologisierung des Kopffortsatzes von Wichtigkeit

ist. Der Primitivstreifen selbst zeigt auf dem Durchschnitt (Fig. 8), der durch den Anfangsteil des Primitivstreifens geht, eine eigentümliche Form: er ist vorn eine breite Zellbrücke, die Ektoderm mit Entoderm verbindet; vom Fusse derselben geht nach den Seiten hin die erwähnte Entodermverdickung aus, von derem lateralen Rande aus sich einzelne Zellstränge abtrennen, um weiterhin frei zwischen Ekto- und Entoderm hinzuziehen. Je mehr wir uns nun dem Ende des Primitivstreifens nähern, desto lockerer wird die Verbindung des Entoderms mit dem Primitivstreifen bis es sich schliesslich ganz von ihm trennt. Diese Lockerung des Entoderms vom Primitivstreifen stellt Fig. 9 (Schnitt durch die Mitte des Primitivstreifens) dar.

Während bei diesem Embryo der Primitivstreifen und die Primitivrinne nur schwach entwickelt waren, zeigte die Keimscheibe einer 23 ½ h bebrüteten Möve einen sehr langen Primitivstreifen nebst Rinne. Das Oberflächenbild dieser Keimscheibe ist in Fig. 2 (Taf. XLI) abgebildet, sechs Querschnitte in der Schnittfolge von vorn nach hinten in den Figg. 10—15, Taf. XLII. Der erste Schnitt (Fig. 10) weist Ektoderm und Entoderm auf, beide in einem Entwicklungszustand, der sich anschliesst an das Ei des Kiebitzes (Fig. 1); im zweiten (Fig. 11) ist im Entoderm eine Verdickung (der Kopffortsatz) entstanden, in der aber kein Lumen vorhanden ist. Sie läuft nach den Seiten hin allmählich aus und wird nach hinten zu immer höher, wie der dritte Schnitt (Fig. 12) zeigt, wobei sie sich dem Ektoderm dicht anlegt. Im vierten Schnitt (Fig. 13) ist sie mit dem Ektoderm verschmolzen, und wir befinden uns im Primitivstreifengebiet. Zugleich ist im Ektoderm die Primitivrinne aufgetreten. Weiter nach hinten trennt sich auch hier allmählich das Entoderm vom Primitivstreifen. So ist im fünften Schnitt (Fig. 14) die Abtrennung vollzogen und wir haben nun drei Keimblätter vor uns. Das mittlere ist im Zusammenhang mit dem Ektoderm; an der Stelle, wo beide Blätter vereinigt sind, befindet sich im äusseren Keimblatt der hintere Ausläufer der Primitivrinne. Die Verbindung von Meso- und Ektoderm bleibt auch noch erhalten, wenn das Entoderm verschwunden ist (Fig. 15, wo nur noch sehr wenig vom Entoderm zu sehen ist). Erst weiter nach hinten trennen sich schliesslich Meso- und Ektoderm, um gesondert über den Dotter weiter zu ziehen.

Dieses Verhalten der Mesodermanlage, nämlich hinten ihre Verbindung mit dem Ektoderm, im Primitivstreifengebiet mit Ektoderm und Entoderm und vor demselben mit dem Entoderm und dem Kopffortsatz habe ich bei allen Keimscheiben der Ente, des Kiebitzes und der Möve gefunden. Bei dem eben beschriebenen Ei wird die mittlere Mesodermanlage durch die Entodermverdickung zu beiden Seiten des Primitivstreifens, die vordere durch die gleiche Verdickung zur Seite des Kopffortsatzes dargestellt. Diese Scheidung in eine vordere, mittlere und hintere Mesodermanlage ist natürlich nur künstlich, in Wirklichkeit gehen alle drei ineinander über. Auch bei der Ente von 22 h kann man die drei Mesodermanlagen unterscheiden und bei der Ente von $17^{1}/_{2}$ h war die hintere Mesodermanlage vorhanden, insofern als sich auch hier schon hinten das Entoderm vom Primitivstreifen trennte, während die Ektodermverdickung sich noch eine Strecke weit nach rückwärts verfolgen liess.

Auf älteren Entwicklungsstadien macht sich die Abgangsstelle des Kopffortsatzes vom Primitivstreifen äusserlich bemerkbar in einer Anschwellung des Primitivstreifens und einer Vertiefung der Primitivrinne. Es sind das der Hensensche Knoten und die Primitivgrube. Sie sind dargestellt auf dem Oberflächenbild Fig. 3 (Taf. XLI). Die Zeichnung rührt von einer Entenkeimscheibe her, die 25 h bebrütet wurde. Die in den Figuren 16—21, Taf. XLII abgebildeten, von vorn nach hinten aufeinanderfolgenden Durchschnitte zeigen wieder, wie die Mesodermanlage vorn mit Entoderm, Kopffortsatz und Primitivstreifen verbunden ist, während sie nach rückwärts immer mehr an Selbständigkeit gewinnt. Auf Figg. 16 und 17 trifft der Schnitt die Keimscheibe vor dem Primitivstreifen, auf Fig. 18 im Gebiet des Hensenschen Knotens, auf Fig. 19 im vorderen Teil des Primitivstreifens hinter dem Hensenschen Knoten, auf Fig. 20 in seiner Mitte, auf Fig. 21 in seinem hinteren Ende.

Die Art und Weise des Abganges des Mesoderms von der Entodermverdickung seitlich vom Primitivstreifen und Kopffortsatz zeigen besonders deutlich die Durchschnitte Figg. 22—25, Taf. XLII. Fig. 22 trifft die Keimscheibe vor dem Primitivstreifen, Fig. 23 im Gebiete des Kopffortsatzes, Fig. 24 im Primitivstreifen mit der Primitivrinne. Sie rühren her von der Keimscheibe einer Möve, die 28 h bebrütet

wurde und deren Oberflächenbild in Fig. 4 (Taf. XLI) dargestellt ist. Man sieht den Primitivstreifen hinten gespalten und vorn in dem Hensenschen Knopf enden. In einiger Entfernung vor ihm ist die erste Andeutung der Medullarwülste zu sehen. Auf einem Durchschnitte durch das Gebiet der Primitivgrube (Fig. 24) befindet sich jederseits neben dem Primitivstreifen eine mit ihm zusammenhängende, vom Entoderm nicht zu trennende Zellmasse, die aber vom Ektoderm scharf geschieden und so dick ist, wie das seitlich von ihr gelegene Meso- und Entoderm zusammengenommen. In dieselben gehen mittleres und inneres Keimblatt untrennbar über. Eine gleiche Zellmasse liegt vor dem Primitivstreifen auf Fig. 23 zu beiden Seiten des Kopffortsatzes (und mit ihm zusammenhängend), der in ihrer Mitte als Zellverdickung wahrnehmbar ist, und ebenso sieht man sie auf Fig. 22; hier ist der Kopffortsatz verschwunden. Die seitliche Partie dieses Schnittes ist in Fig. 25 bei stärkerer Vergrösserung wiedergegeben, um den Abgang des Mesoderms von dieser Zellmasse, der „Mesodermanlage" zu illustrieren. Alle diese Abbildungen erläutern gut die oben vorgetragene Anschauung von dem Wachstum des Mesoderms aus einer neben dem Primitivstreifen und dem Kopffortsatz und zum Teil noch vor ihm gelegenen, mit dem Primitivstreifen und Kopffortsatz in Zusammenhang stehenden Entodermverdickung. Eine solche beschrieben auch Gasser und Zumstein bei der Ente, leiten sie aber nicht bei ihrem ersten Entstehen vom Primitivstreif ab, sondern lassen sie in loco im Entoderm sich bilden. Aus den geschilderten Verhältnissen folgt, dass in der „Mesodermanlage" ekto- und entodermale Elemente vorhanden sind, sich also bei der Bildung des Mesoderms Ektoderm und Entoderm beteiligt.

Äußerlich wahrnehmbar war der Kopffortsatz bei der Keimscheibe einer Ente von 32½ Bebrütungsstunden. Ihr Oberflächenbild ist in Fig. 5 (Taf. XLI) dargestellt worden; ein Hensenscher Knoten und eine Primitivgrube war nicht vorhanden. Die von vorn nach hinten aufeinanderfolgenden Durchschnitte zeigen wieder (Figg. 26—30, Taf. XLII), wie der Kopffortsatz hinten in den Primitivstreifen übergeht und nach vorn hin in das Entoderm ausläuft; zugleich bemerkt man, dass hier das mittlere Keimblatt sowohl im Gebiete des Kopffortsatzes

wie des Primitivstreifens selbständiger geworden ist. Schnitt 26 geht durch das Vorderende, Schnitt 27 durch das hintere Ende des Kopffortsatzes, Schnitt 28 durch den vorderen, Schnitt 29 den mittleren, Schnitt 30 den hinteren Teil des Primitivstreifens.

Ich gehe nun zu der Beschreibung der Keimscheibe eines Kiebitzes über, die 47h bebrütet wurde. Wie das Oberflächenbild Fig. 6 (Taf. XLI) zeigt, war ein langer Primitivstreifen entwickelt, dessen Primitivrinne vorn in eine hakenförmige Primitivgrube endet. Vor derselben sieht man die Medullarwülste deutlich entwickelt. Das Vorderende des Körpers ist durch eine dachförmige Furche von der Keimscheibe abgesetzt. Auf den ersten beiden der ausgewählten von vorn nach hinten aufeinanderfolgenden Durchschnitte (Figg. 31—37, Taf. XLIII) befindet sich unter dem Ektoderm wieder der Kopffortsatz, in dem man mehrere Lumina bemerkt. Nach hinten zu verbindet sich der Kopffortsatz mit der seitlichen Mesodermanlage, deren vordere Ausläufer man auch in dem vorhergehenden Schnitte (Fig. 32) rechts zwischen Ektoderm und Entoderm sieht. Gehen wir in der Schnittserie weiter nach hinten, so treffen wir auf Verhältnisse, wie sie erst Fig. 33 (Schnitt durch Medullarrinne und Kopffortsatz), dann Fig. 34 (Schnitt durch Medullarplatte und Chorda), darstellt. Der Kopffortsatz hat sich auf Fig. 34 von dem Mesoderm scharf geschieden, hängt aber nach unten mit dem Entoderm zusammen. Er bietet damit die Charaktere dar, wie man sie von der Chorda der Vögel zu sehen gewohnt ist. In der Tat hat sich hier die Bildung der Chorda vollzogen, und es kann uns die vorliegende Serie Aufschluss geben über die Entstehung der Wirbelsaite. Bei der Ente, dem Kiebitz und der Möve entwickelt sich die Chorda aus den mittleren Partieen des Kopffortsatzes, indem sich derselbe seitlich scharf vom Mesoderm absondert, während er, wie in früheren Entwicklungsstadien vorn in das Entoderm hinten in den Primitivstreifen übergeht. Auch bei unserer Serie des Kiebitzes verbindet sich auf dem nächstfolgenden Schnitte (Fig. 35) die Chorda wieder mit dem Mesoderm und stellt damit den Kopffortsatz von neuem dar, der sich schliesslich in die Substanz des Primitivstreifens auflöst (Fig. 36 und 37).

Ganz die gleichen Verhältnisse bietet eine etwas ältere Keimscheibe des Kiebitzes dar, die in Fig. 7, Taf. XLI) ab-

gebildet ist. Sie war $47^1/_2$ h bebrütet worden. Der Primitivstreifen ist kürzer, der Hensensche Knoten undeutlicher entwickelt, dafür aber die Medullarrinne stärker ausgeprägt. Auf dem ersten der dargestellten Schnitte (Fig. 38—41, Taf. XLIII), die von vorn nach hinten auf einander folgen, und von denen Schnitt 38 vor der Primitivgrube durch Medullarrinne und Chorda geht, liegt unter dem Ektoderm die Chorda, mit dem Entoderm innig verschmolzen, während das Mesoderm von ihr ebenso deutlich geschieden ist, wie vom Ektoderm und Entoderm. Nach hinten zu aber verbindet sich die Chorda mit dem Mesoderm (Fig. 39), um schliesslich in den Hensenschen Knoten und den Primitivstreifen überzugehen (Fig. 40 und 41).

Ich habe in den Figg. 42—44 (Taf. XLIII, Figg. 42 u. 43) drei Längsschnitte verschieden alter Entenkeimscheiben gegeben. Auf dem ersten (Fig. 42) sieht man vom Vorderende des Primitivstreifens nach vorn (in der Figur links) den Kopffortsatz ausgehen und sich in das Entoderm verlieren; der zweite (Fig. 43) zeigt ihn kurz vor dem Primitivstreifen; dann ist der Schnitt etwas seitlich abgewichen, so dass man Ekto-, Meso- und Entoderm sieht, dann kommen wir wieder in das Gebiet des Kopffortsatzes, der weiter nach links übergeht in die Chordazellen, die schon mehr oder weniger scharf vom Entoderm geschieden sind. Auf dem dritten (Fig. 44) hat die Chordabildung fast den Primitivstreifen erreicht; man erblickt den Kopffortsatz nur eine kurze Strecke weit vor (in der Figur nach rechts) vom Vorderende des Primitivstreifens, das hier durch eine Einsenkung, den oberen Eingang zu dem nicht durchgebrochenen Canalis neurentericus, gekennzeichnet ist.

Die Kanälchenbildungen im Kopffortsatz der Ente sind bereits von Zumstein in seiner Dissertation beschrieben worden, ohne dass es ihm möglich war, eine Erklärung dieser merkwürdigen Erscheinung zu geben. Auch beim Hühnchen hat sie O. Hertwig in vereinzelten Fällen wiedergefunden. Eine Deutung war erst möglich, als man die Entwicklung der Reptilien mit jener der Vögel verglich. Dort findet nämlich vom Anfangsteil der Primitivplatte aus eine mit einer Höhlung versehene Einstülpung statt, die sich mit dem Entoderm verbindet und deren Lumen das Entoderm durchbricht. Einige Forscher erblicken in ihr eine echte Urdarmeinstülpung und vergleichen

sie mit dem Kopffortsatz der Vögel, der nach ihrer Ansicht gleich einer soliden Urdarmeinstülpung ist. Demgegenüber weisen O. Hertwig und Keibel der sog. Urdarmeinstülpung der Reptilien, sowie dem Kopffortsatz der Vögel, eine andere Rolle im Entwicklungsleben der Tiere zu. Sie bezeichnen dieselbe als Mesodermsäckchen oder Invaginationshöhle. Von ihrem medialen Teile (d. h. der dorsalen Wand der Einstülpung) entsteht Chorda, von dem lateralen Mesoderm. Die Gastrulation verläuft nach der Ansicht der beiden Forscher in zwei Phasen: durch die erste entsteht das Entoderm, durch die zweite die Chorda und ein Teil des Mesoderm. Dem Mesodermsäckchen vergleichbar ist der Kopffortsatz der Vögel. In ihm sieht man manchmal noch die Andeutung der bei den Reptilien stark entwickelten Höhlung. Auch bei der Ente, dem Kiebitz und der Möve finden sich im Kopffortsatz Lumina, auch bei ihnen entsteht aus dem medialen Teile desselben die Chorda, aus dem lateralen unter Zuhilfenahme des Entoderms ein Teil des Mesoderms. Wenn das Lumen im Kopffortsatze sich bis zu der Zeit erhält oder erst zu der Zeit auftritt, wo die Zellen desselben sich zu den Chordazellen umordnen, dann kommt es streckenweise zur Bildung eines Chordakanals, der manchmal auch das Entoderm durchbricht; dann hat man den Eindruck als bildet sich die Chorda aus einer Entodermrinne. Auf dem ersten der in den Fig. 45—50, Tafel XLIII abgebildeten sechs Schnitte einer 47h bebrüteten Mövenkeimscheibe, deren Oberflächenbild in Fig. 8, Taf. XLI dargestellt ist, sieht man unter der Medullarrinne die Chorda mit Chordakanal, auf dem zweiten etwas weiter nach hinten liegenden Schnitte hat sich derselbe durch das Entoderm nach unten geöffnet. Weiter nach hinten treffen wir wieder den Kopffortsatz, der schliesslich in den Primitivstreifen übergeht. Ebenso sieht man den Chordakanal bei einer Ente, die 36h bebrütet wurde und von der ein Durchschnitt in (Fig. 51, Taf. XLIII) dargestellt wurde, wobei man allerdings zweifelhaft sein kann, ob man dieses Stadium schon als Chorda mit Chordakanal oder noch als Kopffortsatz mit einem Lumen bezeichnen soll. Sehr deutlich ist schliesslich der Chordakanal bei einer Möve von 53h (Fig. 52 und 53, Taf. XLIII), wo er stellenweise sogar doppelt ist. Solche in einem Schnitt sichtbare mehrfache Lumina hat nach einer Angabe von Bonnet auch Kölliker (bei Säugetieren) beschrieben.

Das Vorderende des Primitivstreifens wird weiterhin von den Medullarwülsten umwachsen, wobei auf demselben eine mehr oder weniger tief in den Kopffortsatz reichende Einsenkung entsteht, die den oberen Eingang in den Canalis neurentericus darstellt, der aber auf den dieser Arbeit zugrunde liegenden Stadien nicht durchgebrochen ist. Welche verschiedenen Bilder man auf Durchschnitten durch diese Stelle älterer Keimscheiben erhält, zeigen die Abbildungen Figg. 54—57, Tafel XLIII. Von diesen stellen die Figg. 54 u. 55 zwei von vorn nach hinten aufeinander folgende Durchschnitte durch die Primitivgrube einer 44 Stunden bebrüteten Ente dar, bei denen man in Figg. 54 u. 55 den Kopffortsatz, Ekto- Meso- und Entoderm und bei beiden ausserdem den oberen Eingang zum Canalis neurentericus zieht. Figuren 56 und 57 stammen von einer 47 Stunden bebrüteten Ente; es sind ebenfalls zwei von vorn nach hinten auf einander folgende Schnitte, deren erster wieder den Eingang zum Canalis neurentericus zeigt.

Wie früher erwähnt, liegt hinter dem Primitivstreifen ein Gebiet, in welchem das Mesoderm mit dem Ektoderm verschmolzen ist, während das Entoderm entweder isoliert weiter zieht oder ganz fehlt. Diese Vereinigung von Mesoderm und Ektoderm findet sich auch auf älteren Entwicklungsstadien hinter dem Primitivstreifen, wie die Abbildungen Figg. 58—62, Tafel XLIII zeigen. Sie stammen von einer 42 Stunden bebrüteten Entenkeimscheibe deren Oberflächenbild in Fig. 9 (Taf. XLI) dargestellt ist, und zwar geht Schnitt 58 durch den vorderen Teil, Schnitt 59 durch die Mitte der Primitivgrube, während Schnitt 60 nach hinten im Bereich der Primitivrinne liegt, an den sich dann noch weiter nach hinten die Schnitte 61 und 62 anschliessen. Man muss also drei Ursprungsstellen des Mesoderms unterscheiden: Hinter dem Primitivstreifen entsteht es aus dem Ektoderm, im Gebiete desselben und vor ihm aus Ektoderm und Entoderm; denn in der Entodermverdickung zur Seite des Primitivstreifens sowohl wie im Kopffortsatze und der demselben anliegenden Verdickung des Entoderms sind ekto- und entodermale Elemente enthalten.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XLI—XLIII.

Tafel XLI.

Fig. 1. Keimscheibe einer Ente, 22 Std. bebrütet (Figg. 7—9, Taf. XLII).
Fig. 2. Keimscheibe einer Möve, 23 1/2 Std. bebrütet (Figg. 10—15, Taf. XLII).
Fig. 3. Keimscheibe einer Ente, 25 Std. bebrütet (Figg. 16—21, Taf. XLII).
Fig. 4. Keimscheibe einer Möve, 28 Std. bebrütet (Figg. 22—25, Taf. XLII).
Fig. 5. Keimscheibe einer Ente, 32 1/2 Std. bebrütet (Figg. 26—30, Taf. XLII).
Fig. 6. Keimscheibe vom Kiebitz, 47 Std. bebrütet (Figg. 31—37, Taf. XLIII).
Fig. 7. Keimscheibe vom Kiebitz, 47 1/2 Std. bebrütet (Figg. 38—41, Taf. XLIII).
Fig. 8. Keimscheibe einer Möve, 47 Std. bebrütet (Figg. 45—50, Taf. XLIII).
Fig. 9. Keimscheibe einer Ente, 42 Std. bebrütet (Figg. 58—62, Taf. XLIII).

Tafel XLII.

Fig. 1. Kiebitz, 12 Std. bebrütet.
Fig. 2 u. 3. Ente, 17 1/2 Std. bebrütet.
Fig. 4—6. Kiebitz, 36 Std. bebrütet.
Fig. 7—9. Ente, 22 Std. bebrütet (Fig. 1, Taf. XLI).
Fig. 10—15. Möve, 23 1/2 Std. bebrütet (Fig. 2, Taf. XLI).
Fig. 16—21. Ente, 25 Std. bebrütet (Fig. 3, Taf. XLI).
Fig. 22—25. Möve, 28 Std. bebrütet (Fig. 4, Taf. XLI).
Fig. 26—30. Ente, 32 1/2 Std. bebrütet (Fig. 5, Taf. XLI).

Tafel XLIII.

Fig. 31—37. Kiebitz, 47 Std. bebrütet (Fig. 6, Taf. XLI).
Fig. 38—41. Kiebitz, 47 1/2 Std. bebrütet (Fig. 7, Taf. XLI).
Fig. 42. Ente, Längsschnitt.
Fig. 43. Ente, Längsschnitt.
Fig. 44. Ente, Längsschnitt.
Fig. 45—50. Möve, 47 Std. bebrütet (Fig. 8, Taf. XLI).
Fig. 51. Ente, 36 Std. bebrütet.
Fig. 52—53. Möve, 53 Std. bebrütet
Fig. 54—55. Ente, 44 Std. bebrütet.
Fig. 56—57. Ente, 47 Std. bebrütet.
Fig. 58—62. Ente, 42 Std. bebrütet (Fig. 9, Taf. XLI).

Einige Daten der Anatomie des Frosch- und Schildkrötenherzens.

Von
Professor **J. Dogiel** in Kasan.

Hierzu Tafel XLIV, XLV und 11 Textfiguren.

Vielfach hat der Frosch den Anatomen wie auch den Physiologen als Untersuchungsobjekt gedient. Was die Schildkröte betrifft, so erscheint sie ebenfalls für anatomische und physiologische Untersuchungen sehr geeignet, allein es ist in gewissen Gegenden schwierig in den Besitz von Schildkröten zu gelangen, während dagegen Frösche überall zu haben sind und hieraus erklärt sich der Umstand, dass die Schildkröte in anatomischer sowie in physiologischer Beziehung weniger erforscht ist als der Frosch. Im Nachfolgenden wollen wir nur einige, das Muskel- und Nervensystem des Frosch- und des Schildkrötenherzens betreffende Details näher ins Auge fassen, welche zu einem Verständnisse der Herzfunktion bei den genannten Tieren dienen.

I. Frosch (Rana esculenta).

A. Die Herzmuskeln des Frosches kann man betrachten als: a) die Muskeln der venösen Gefässe, welche in den Bestand des Hohlvenensinus treten; b) die Vorhofs-, c) die Ventrikelmuskeln und d) die Muskeln des Aortenbulbus.

a) Die Muskeln der den Sinus bildenden Venen ähneln ihrer Struktur nach den Muskelelementen anderer Venen des Organismus: es sind die glatten Muskeln der Vena cava superior dextra und sinistra und der V. cava inferior; diese Muskeln trifft man zu Bündeln verschiedener Dicke vereint.

b) Die Vorhofsmuskeln, von der Grenzlinie des Sinus bis zur Atrioventriculargrenze, c) die Ventrikelmuskeln und d) die Bulbusmuskulatur schliessen sich in ihrer Struktur den quergestreiften Muskeln an; hierher gehören auch die Muskeln der Vorhofsscheidewand. Sowohl die glatten Muskeln der in Bestand des Sinus tretenden Hohlvenen als auch die quergestreiften Muskeln der übrigen Herzabteilungen und des Aortenbulbus

bilden mehr oder weniger starke Bündel, welche in verschiedenen Richtungen verlaufen und mittelst dünnerer Bündel untereinander zusammenhängen oder sich allmählich in dünnste Fäserchen spalten und derart ein sehr dichtes Netz bilden, wie man dies in den tiefen Schichten des Vorhofes, an der Atrio-ventrikulargrenze und sehr leicht auch an den Muskeln der Vorhofsscheidewand beobachten kann.

Weder die Muskelbündel noch die feinen Muskelfasern der Vorhöfe und des Septum atriorum treten in Verbindung mit den Muskelbündeln des Ventrikels und des Aortenbulbus; es ist mir wenigstens an Schnitten nie gelungen, einen solchen Übergang der Muskeln zu finden. Wenn einige Beobachter darauf hinweisen, dass eine solche Verbindung, und sei sie noch so spärlich entwickelt, dennoch existiere und sich hierbei auf Schnittpräparate berufen, an welchen die Muskeln sowie auch das Bindegewebe gefärbt sind, so lässt sich ein solcher Befund wohl durch eine Verschiebung einzelner Muskelbündel bei der Schnittführung erklären, wobei das Bild eines solchen scheinbaren Zusammenhanges der verlagerten Muskeln einerseits mit dem Vorhofe, andererseits mit den Ventrikelmuskeln entstehen konnte; hieraus ergibt sich, dass dieser Befund, obwohl er für die Erklärung der Herzfunktion nicht von Bedeutung ist, jedenfalls der Nachprüfung bedarf.

c) Ventrikelmuskeln. Der Ursprung der Ventrikelmuskeln liegt an der Atrio-ventriculargrenze, etwas unterhalb der Vorhöfe, welch letztere von dem Ventrikel durch eine muskelfreie Zone getrennt sind. Bei ihrem Ursprunge bilden die Ventrikelmuskeln bogenförmige Biegungen, die eine im Vergleich mit den Endbogen der Vorhofsmuskeln entgegengesetzte Richtung aufweisen. Die Bogen der an der Atrio-ventriculargrenze entspringenden Ventrikelmuskulatur sind mit ihrer Konvexität aufwärts gerichtet (Tafelfig. 7, A), während dagegen die Endbogen der an die Atrio-ventriculargrenze stossenden Vorhofsmuskelbündel nach abwärts schauen. Dieser arkadenförmige Verlauf der Muskelbündel erscheint besonders an den tiefer liegenden Partien einer jeden Herzklappe scharf ausgesprochen. An der Herzspitze sehen wir einen wirbelförmigen Verlauf der Muskelbündel, ähnlich wie er auch an der Herzspitze des Säugetier- und des Menschenherzens sich findet.

d) Muskeln des Aortenbulbus. Sie bilden an der Gefässoberfläche, in geringem Abstande von der Aortenbasis, eine kleine konvexe Erhebung, welche während des Lebens des Tieres pulsiert. Dieser Teil des Bulbus zeigt seinen Bestandteilen nach eine ziemlich komplizierte Struktur; als Bestandteile desselben sehen wir quergestreifte Muskeln (Tafelfig. 3), die in verschiedene dicke Bündel vereint sich unter verschiedenen Winkeln kreuzen (Tafelfig. 1, mb). Die Muskeln sind nicht gleichmässig über den Umfang des Bulbus verteilt, so dass sie an einem Teile des Bulbus eine stärkere Schicht bilden als am übrigen Umfange. Das Verhalten des Aortenbulbus zum Ventrikel und Vorhofe veranschaulicht ein Flächenschnitt durch sämtliche drei Herzabteilungen eines dem Frosch entnommenen Präparates, nach Behandlung desselben mit 1%iger Osmiumsäurelösung, Entwässerung und Härtung (Tafelfig. 1). An diesen Schnitten, welche bei geringer Vergrösserung mit Hilfe einer Leitzschen Lupe abgezeichnet worden sind, sieht man einen Teil des Ventrikels, des Vorhofes und des Aortenbulbus, dessen ungleiche Dicke an verschiedenen Punkten seines Umfanges hervortritt. Diese Tafelfig. 1 ist mit einem Leitzschen Mikroskope, bei Syst. 3, Ok. 3, eingeschobener Tubus, abgebildet worden. Diese Abbildung zeigt folgende Teile: den Vorhof (A), den Ventrikel (V), den Bulbus (B) und das zwischenliegende Bindegewebe (c). Diese Abbildung zeigt ebenfalls die ungleiche Verteilung der Muskulatur an der Bulbusperipherie; es ist ein Teil eines Knorpels — ein Teil der Klappe des Bulbus arteriosus zu sehen.

e) Die Muskeln der Vorhofsscheidewand des Froschherzens stellen ein sehr günstiges Objekt dar für das Studium der Muskelstruktur, insbesondere bei Behandlung mit schwacher Pikrinsäurelösung und Benutzung des Mikroskopes. Die Muskeln des Septum bilden ein reichlich entwickeltes Netz, welches sowohl aus stärkeren Bündeln, als auch aus feinsten quergestreiften Muskelfäserchen besteht; letztere gehen aus der Verzweigung der dickeren Muskelbündel hervor und gehen ihrerseits in verschiedenartige Verbindungen miteinander ein (Tafelfigur 2).

B. Nervenapparat des Froschherzens. Der Verlauf der Nerven und die Verteilung der Nervenzellen in den verschiedenen Herzabteilungen des Froschherzens sind bereits

mehrmals von mir und vielen anderen Anatomen und Physiologen beschrieben worden.

Dem bisher Beschriebenen habe ich nur Weniges hinzuzufügen. Dieses bezieht sich auf eine eingehendere Beschreibung des Faseraustausches zwischen den Nervenzellengruppen der Remakschen, Ludwigschen und Bidderschen Knoten und zwischen den Nervenstämmchen untereinander. — Ein solcher Austausch von Nervenfasern wird nicht nur an den oben genannten Nervenganglien des Froschherzens beobachtet, er findet auch gleicherweise statt in dem Herzen des Flusskrebses, der Schildkröte, der Vögel, Säugetiere und auch im Herzen des Menschen. Diese Erscheinung gilt fast als ein allgemeines Gesetz für das Nervensystem und muss anscheinend eine grosse Bedeutung für die Funktion der verschiedensten Organe und der verschiedenen Territorien eines und desselben Organes wie z. B. des Herzens besitzen.

Beim Frosch wird ein solcher Austausch von Nervenfasern zwischen den Remakschen Ganglien der rechten und der linken Seite ziemlich leicht konstatiert, wie es die Tafelfig. 5 darstellt. Einen Faseraustausch ähnlichen Charakters beobachtet man an den Nervenfasern der Vorhofsscheidewand des Froschherzens (Tafelfig. 6) auch zwischen den Bidderschen Knoten. Ebenso lässt sich ein Faseraustausch am Aortenbulbus (Tafelfig. 8) und an den Nerven der in Bestand des Sinus tretenden Venen, sowie auch an den Nerven der Vorhöfe konstatieren. Die Bedeutung eines solchen Faseraustausches der Nerven in der Scheidewand des Froschherzens ist zum Teil in meiner letzten Arbeit [1]) erörtert worden.

Der Connex zwischen den Atrien und dem Ventrikel des Froschherzens kommt hauptsächlich durch Vermittelung von Nervenstämmchen zustande, welche letzteren von den Bidderschen Knoten ausgehen und an den Atrioventrikularklappen hinziehen. An diesen Klappen findet sich eine Teilung des Hauptnervenstämmchens in zwei, drei, selten in vier Nervenbündel, in deren Verlauf man stets eine grössere oder kleinere Anzahl von Nervenzellen eingestreut findet. Diese Nervenzellen, welche

[1]) J. Dogiel und K. Archangelsky: Der bewegungshemmende und der motorische Nervenapparat des Herzens. Pflügers Archiv, Bd. 113, Seite 16, Fig. 3. 1906.

die Fasern der besagten Nervenbündel in ihrem Verlaufe in der linken sowie in der rechten Herzhälfte begleiten, sind zuerst von J. Dogiel unter dem Namen „Ganglia intraventricularia“ beschrieben worden. Derartige Nervenknoten treten bei Behandlung mit 1 %iger Chlorgoldlösung, ebenso wie auch mit 1 %iger Osmiumsäurelösung im Verlaufe der oben erwähnten Nervenbündel im oberen Drittel des Herzventrikels deutlich hervor. Die markhaltigen Nervenfasern teilen sich in ihrem Verlaufe dicht unter dem Epithel des Endocard in Nervenfasern, welche von der Ventrikelbasis an bis zur Herzspitze nach verschiedenen Richtungen hinziehen, wobei sie zwischen die Muskelbündel des Ventrikels eindringen. Die weiteren Teilungen der markhaltigen sowie auch der marklosen Fasern gelingt es mittelst der Methylenblaumethode ziemlich leicht zur Anschauung zu bringen, wobei die Anzahl der Nervenfasern als eine recht beträchtliche sich herausstellt, wie dies von J. Dogiel mit Tumänzew beschrieben worden ist. Ein ganzes Netz solcher Nervenfasern lässt sich an der Oberfläche der Klappen selbst mittelst des Methylenblaus aufdecken. Was den von einigen Forschern beschriebenen oder — richtiger — nur vermuteten Zusammenhang der Atrien mit dem Ventrikel betrifft, nämlich einen Zusammenhang, der durch Muskelbrücken hergestellt werden soll, so wurde diese Frage von uns einer Nachprüfung unterworfen, indem wir in verschiedenen Richtungen geführte Schnittpräparate des Froschherzens durchmusterten; als Fixierungsmittel diente uns hierbei eine 1 %ige Osmiumsäurelösung mit darauffolgender Härtung nach der bekannten Methode. Bei diesen Untersuchungen stiessen wir in der Tat auf ein Muskelbündel, welches uns als eine solche Verbindungsbrücke zwischen Vorhof und Ventrikel imponierte. Indessen erwies eine genauere Untersuchung, dass auch dieses Muskelbündel ausschliesslich der Ventrikelmuskulatur angehörte. An diesem Muskelbündel zog eine markhaltige Nervenfaser entlang. Ich glaube, dass auch in dem Falle, wo ein solcher Zusammenhang der Vorhofs- und Ventrikelmuskulatur mittelst spärlicher Muskelbrücken sich konstatieren liesse, diese letzteren dennoch in Verbindung stünden mit Nervenfasern, welche in ihrem Verlaufe von den Vorhöfen zum Ventrikel sich einem solchen Muskelbündel beigesellen. Was hingegen die Frage des allein durch Muskelbündel hergestellten Zusammenhanges zwischen

Atrien- und Ventrikelmuskulatur betrifft, so ergaben unsere hierauf gerichteten Untersuchungen ein negatives Resultat.

Die Nervenzellen des Froschherzens. Die Nervenzelllen der Remakschen, C. Ludwigschen (oder Scheidewandganglien) und der Bidderschen, sowie der Intraventrikular-Ganglien von J. Dogiel weisen fast alle den gleichen Bau auf, wie mich auch die vorliegenden Untersuchungen überzeugten; es hängt dies gewissermaßen auch mit der Behandlungsmethode zusammen. Diese Nervenzellen lassen eine Kapsel, eine von letzterer umschlossene granulierte Protoplasmamasse oder ein Convolut feinster Fibrillen erkennen, welche letzteren mit dem ein oder zwei Nukleolen bergenden Kerne in gewissem genetischen Connex stehen. Die Zelle entsendet einen geraden Fortsatz oder mehrere, ihrer Form und ihrem Ursprunge nach histologisch verschiedene Fortsätze; den letzteren wird auch der sogenannte Spiralfortsatz beigezählt. Dieser kann einer und derselben Zelle angehören, oder aber er kann einer anderen Zelle entstammen und dann in ein perizelluläres Geflecht übergehen, wie dies an den von A. Dogiel[1]) beschriebenen Zellen von gewissem Typus zutage tritt. Die frühere Annahme aber, derzufolge der eine Fortsatz der sympathischen Nervenzelle, der andere (der Spiralfortsatz?) den Vagusfasern angehöre, muss ungeachtet der Versuche Bidders und der neuerdings angestellten Versuche Nikolajews als unbewiesen betrachtet werden. Ausserdem erscheint die dem Spiralfortsatz zugeschriebene Bedeutung, wenigstens im Sinne der früheren Annahme, problematisch. Bei Behandlung der Nerven des Froschherzens mit einer 1⁰/₀igen Osmiumsäurelösung gelang es mir zu konstatieren, dass der gerade Zellfortsatz aus einem Bündel feinster Fibrillen zusammengesetzt ist, was sowohl gleich am Ursprunge aus der Nervenzelle als auch auf einer gewissen Strecke seines weiteren Verlaufes hervortritt. Aus diesem Grunde gelange ich zu der Annahme, dass die gesamte granulierte Zellmasse, mit Ausnahme des Kernes, nicht aus Körnchen, sondern vielmehr aus einem Convolut von Nervenfibrillen bestehe. Diese Voraussetzung findet bereits einige Bestätigung in den histologischen Untersuchungen der letzten Zeit. Was dagegen meine vorliegenden Untersuchungen betreffend die Struktur der Nervenzellen in den verschiedenen Territorien — den Remak-

[1]) A. Dogiel, Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 53, 1898.

schen, Ludwigschen, Bidderschen Ganglien — des Froschherzens anbelangt, so wurden hierbei Präparate der Nervenzellen von verschiedener Grösse und Form erhalten, wie dies aus den Abbildungen der Ganglienzellen des Remakschen (Tafelfig. 9), des Ludwigschen (Tafelfig. 10 u. 11) und des Bidderschen (Tafelfig. 13) Ganglion ersichtlich ist. Nicht uninteressant ist auch die Tatsache, dass zwei Zellen in einer gemeinsamen Kapsel (Tafelfig. 12) eingeschlossen sein können, wobei diese Zellen entweder von gleicher Grösse sind oder aber verschiedene Grösse zeigen; inwieweit dieses mit der Entwickelung der Nervenzellen zusammenhängt, kann ich bis jetzt noch nicht entscheiden. Ein ähnliches Verhalten der Nervenzellen, nämlich ein Beisammenliegen zweier Zellen in einer Kapsel, gelang es mir gleichfalls im Herzen einiger Fische (Sterlet, Hecht) zu konstatieren.

II. **Schildkröte** (Emys caspica).

In Bezug auf die Anatomie der Schildkröte ist vor Allem das klassische Werk von Bojanus[1]) hervorzuheben. In neuester Zeit wurden diesbezügliche Untersuchungen in dem Laboratorium von J. Dogiel ausgeführt von Kazem-Bek, J. Dogiel; ferner gehören hierher die Arbeiten von Gaskel und Gadow, T. Wesley Mills und Kronecker und schliesslich von J. Dogiel in Gemeinschaft mit K. Archangelsky[2]). Hier beabsichtige ich nur einige Details betreffend die Muskeln und Nerven von Emys caspica zu besprechen.

Das Herz der Schildkröte (E. caspica) liegt unterhalb der Lungen, vor der Leber. Es ist in einen ziemlich weiten und festen, serösen Sack eingeschlossen. Dieser Sack steht einerseits mit dem die Leber umkleidenden Peritoneum, andererseits aber mit der äusseren Herzoberfläche in Verbindung, welche durch Bindegewebsfasern und Blutgefässe hergestellt wird und namentlich auf die Herzspitze (Ligamentum cordis, Textfig. 1, 7) sich konzentriert.

[1]) Bojanus: Anatome testudinis europeae, Wilnae, 1819—1821.

[2]) J. Dogiel und K. Archangelsky: Der bewegungshemmende und der motorische Nervenapparat des Herzens. Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. 113.

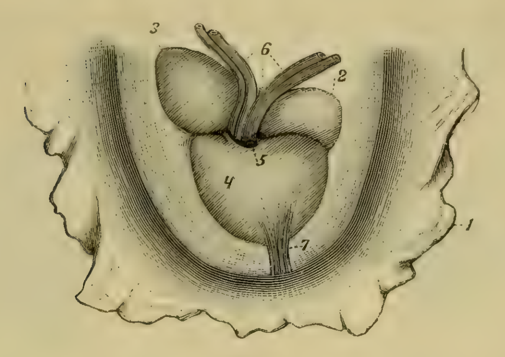


Fig. 1.

Herz der Schildkröte (E. caspica). 1 = das eröffnete Pericard, die Schnittränder auseinandergezogen. 2 = linker Vorhof; 3 = rechter Vorhof; 4 = Ventrikel; 5 = Muskelring; 6 = Blutgefässe; 7 = Ligamentum cordis. Das Herz befindet sich in der Diastole.

Die Atrien grenzen einerseits an den durch Zusammenstoss der Hohlvenen gebildeten Sinus, andererseits an den Ventrikel (Textfig. 2).

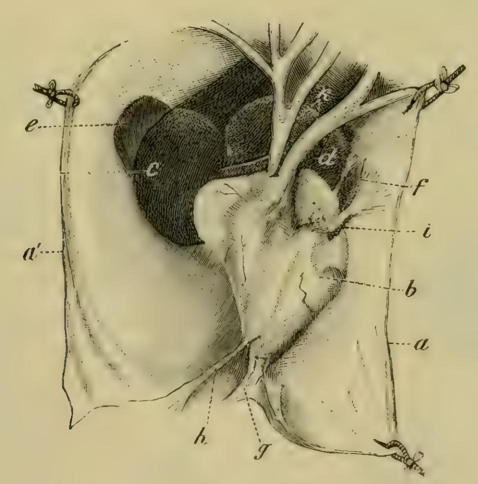


Fig. 2.

Herz derselben Schildkröte. a = Pericardium; b = Ventrikel in der Systole; c = rechter, d = linker Vorhof — beide in der Diastole; e = Venensinus; f = Venen die an der Bildung des Sinus teilnehmen; g, h, i = Ligamenta; k = Blutgefässe.

Schneidet man die Vorhöfe an der Grenze des Hohlvenensinus ab, so erhält man das in Textfig. 3 dargesellte Bild, welches

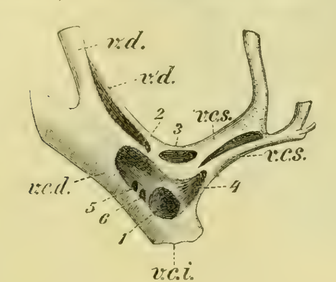


Fig. 3.
Venensinus d. Schildkrötenherzens. 1—6 = Mündungen der Venen; v. c. d. = Vena cav. dextr.; v. d. und v.'d. = Venen der rechten Seite; v. c. s. = Hohlvenen der linken Seite; v. c. i. = Vena cava ascendens.

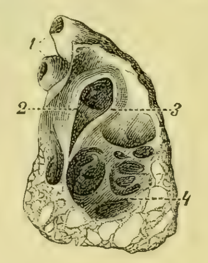


Fig. 4.
Rechter Vorhof einer Schildkröte, aufgeschnitten u. die Schnittränder auseinandergezogen. 1 = Vene bei ihrer Einmündung in den Sinus; 2—3 = die Sinusklappen; 4 = spongiöser Teil des Vorhofes.

den durch Vereinigung der auf- und der absteigenden Hohlvene gebildeten Hohlraum veranschaulicht.

Dort wo der Venensinus an den rechten Vorhof angrenzt, finden sich zwei, einander gegenüberstehende Klappen, die zum Teil aus Muskelbündeln der spongiösen Vorhofmuskulatur, zum Teil aber aus Sehnenhäutchen bestehen, welch letzteren als Fortsetzung der genannten Muskelbündel erscheinen.

Fig. 5.
Rechter Teil des Vorhofes; a, a = Muskelbündel des spongiösen Vorhofsteiles. b, b = Teile d. Klappensegel.

An der Einmündung der Lungenvenen in den linken Vorhof ist eine Klappe von sphincterartigem Aussehen. Der rechte Vorhof ist voluminöser als der linke. Die Vorhöfe sind durch eine Scheidewand von einander getrennt; übrigens soll die Vorhofsscheidewand einiger Chelonier (Terrapena tricarinata, Terrapena clausa), nach Treviranus, ein Loch besitzen.

Trägt man die Vorhöfe an der Atrio-ventrikulargrenze ab und durchschneidet man die Blutgefässe an ihrer Basis, so erhält man an der Oberfläche der Ventrikelbasis des Schildkrötenherzens

1. die Vereinigungsstelle der Vorhöfe mit dem Ventrikel, mit zwei Öffnungen, die durch eine horizontale und eine vertikale Lamelle getrennt erscheinen, und 2. die dem Aortenbulbus ent-

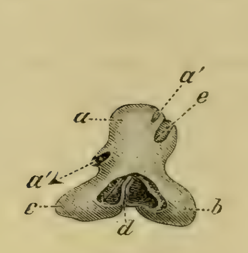


Fig. 6.

Vorhöfe u. Venensinus einer Schildkröte. a = Venensinus; b = rechter Vorhof; c = linker Vorhof; d = Vorhofsscheidewand; a'a' = Sinushohlraum; e = Mündung der Lungenvenen in den linken Vorhof.

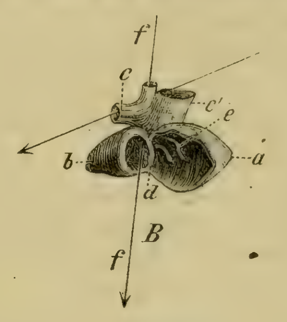


Fig. 7.

Vorhöfe und Venensinus einer Schildkröte. a = rechter, b = linker Vorhof; d = Septum atriorum; e = Klappe zwischen rechtem Vorhofe und Venensinus; c, c' = Venen die den Sinus bilden; f = Communication der Lungenvenen mit dem linken Vorhof.

sprechende Stelle mit drei Löchern. An der Vereinigungsfläche der Vorhöfe mit dem Ventrikel finden sich zwei Öffnungen; eine von ihnen vermittelt die Kommunikation des rechten, die andere des linken Vorhofes mit dem Ventrikel (Textfigur 8; 1, 2); an der Durchschnittsfläche der Blutgefässe sieht man im Zentrum die Spitze der Knochenklappe (Textfig. 9, 4) mit drei Überresten der Blutgefässe nebst deren Taschen (Textfig. 9; 1, 2, 3).

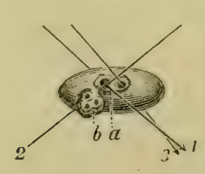


Fig. 8.

Obere Ventrikelfläche eines Schildkrötenherzens. a = Vereinigungsstelle des Ventrikels mit den Vorhöfen; 1 = Kanal aus dem rechten Vorhof in d. Ventrikel; 2 = Kanal aus dem linken Vorhof in den Ventrikel; b = Stelle des Aortenbulbus mit den drei Löchern.

Wenn man das in querer Richtung in zwei Hälften durchschnittene Schildkrötenherz an seiner Innenseite betrachtet, so kann man die Einmündung des rechten Vorhofes in den Ventrikel, sowie auch den Aortenbulbus mit seiner muskulös-knöchernen Klappe gewahren (Textfigg. 10, 11), desgleichen ferner das hori-

zontale Sehnenhäutchen und den Gang, welcher aus dem linken Vorhofe zum Ventrikel führt.

Die Herzmuskeln der Schidkröte gehören ihrer Struktur nach zu den quergestreiften Muskeln; die den Sinus bildenden Venen besitzen eine glatte Muskulatur. Der verdickte Teil an der Basis der grossen Gefässe, welcher dem Aortenbulbus des Froschherzens entspricht, besteht aus quergestreiften Muskelfasern.

Die Verbindung der Vorhofs- und Ventrikelmuskulatur wird, unseren Untersuchungen zufolge, nur durch die Vermittlung eines

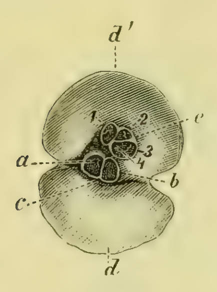


Fig. 9.

Schildkrötenherz, Vorhöfe u. Blutgefässe abgeschnitten. Der Ventrikel von der Spitze aus durch einen Längsschnitt eröffnet und die beiden Längshälften d d' ausgebreitet. a = Öffnung des linken Vorhofes; b = Öffnung d. rechten Vorhofes; c = senkrechte Vorhofsscheidewand; e = Teile der abgeschnittenen Blutgefässe; 1, 2, 3 = die Seitentaschen derselben; 4 = knöcherne Klappenspitze.

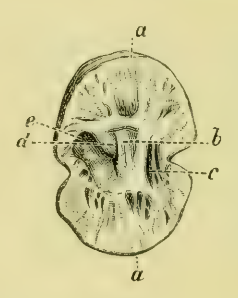


Fig. 10.

Herzventrikel (Schildkröte) in zwei Hälften zerschnitten; man sieht die Innenseite der Schnitthälften. a, a = die beiden Ventrikelhälften; b = horizontales Sehnenhäutchen an der Atrio-ventrikulargrenze; c = Muskelbalken der von der einen Ventrikelhälfte auf die andere übergeht; d = muskulös-knöcherne Klappe; e = Eingang in den Aortenbulbus.

starken Nervenbündels hergestellt, welches an einem bindegewebig elastischen Strange (Ligamentum atrio-ventriculare) entlang zur oberen Herzfläche hinzieht, wie dies in unserem Aufsatze betitelt: „Der bewegungshemmende und der motorische Nervenapparat des Herzens" [1]) abgebildet ist; ausserdem ist die Ventrikelspitze

[1]) J. Dogiel und K. Archangelsky, l. c., pag. 25, f. 8, l. i. (1906), Bd. 113.

durch ein fibröses Band (Textfig. 1) an das Pericard geheftet, wie dies ebenfalls in dem genannten Aufsatze gezeigt worden ist.

Der Nervenapparat des Schildkrötenherzens ist von mir in Gemeinschaft mit K. Archangelsky in dem bereits erwähnten Aufsatze in Pflügers Archiv, Bd. 113, pag. 22, 24 und 25 ausführlich besprochen und daselbst in der Tafel I (Fig. 8—10) bildlich dargestellt worden. Im Vorliegenden wollen wir die Anordnung der Nervenzellen in den verschiedenen Territorien des Schildkrötenherzens erörtern, wobei unser Augenmerk hauptsächlich auf die Übergangsstelle der Nerven vom Ligamentum atrioventriculare auf den Herzventrikel gerichtet sein wird.

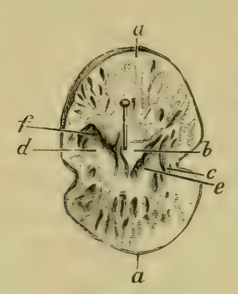


Fig. 11.

Dasselbe Herzpräparat wie in der vorhergehenden Figur. a, a = die beiden Ventrikelhälften; b = ein Teil des horizontalen Sehnenhäutchens ist abgeschnitten und zur Seite gelegt; c = Muskelbündel; d = muskulös-knöcherne Klappe; e = der den linken Vorhof mit dem Ventrikel verbindende Kanal, dessen Lichtung durch die (am vorliegenden Präparate durchschnittene und umgeschlagene) Klappe (l) und die Muskelbündel (e) geöffnet und geschlossen werden kann; f = Verbindungskanal zwischen Ventrikel und Aortenbulbus.

Wenn man das Ligam. atrio-ventriculare und in Verbindung mit demselben eine dünne Schicht des Ventrikels, von dessen Basis an bis zur Spitze abpräpariert und das so erhaltene Präparat bei mittlerer Vergrösserung, unter einer Leitzschen Lupe betrachtet, so gewinnt man ein Bild der Nerven mit den punktförmig erscheinenden Nervenzellen, sowie der Blutgefässe, welche vornehmlich an der Ventrikeloberfläche hervortreten (Tafelfigur 14). Am zahlreichsten sind die Nervenzellengruppen hart an der Insertion des Ligam. atrio-ventriculare und im oberen Teile der Ventrikelbasis, in geringerer Zahl finden sich Gruppen sowie einzelne Nervenzellen im Verlaufe der Nerven an der Ventrikeloberfläche, in verschiedenem Abstande von der Basis des Ventrikels. Ein Gleiches sieht man bei stärkerer Vergrösserung (Leitz, Syst. 6, Ok. 3, Tubus 1,20, d. h. auf 20 Teilstriche ausgezogen). Hierbei tritt ein an der Basis des Ventrikels selbst gelegenes, oberfläch-

liches Nervennetz hervor, in welchem Gruppen von Nervenzellen eingeschlossen sind, sowie ausserdem noch kleine Nervenzellengruppen im Verlaufe der Nervenstämmchen, im Bereiche eines Drittels der Ventrikellänge, von der Ventrikelbasis an bis zur Herzspitze gerechnet. (Die Vorbehandlung des beschriebenen Präparates des Schildkrötenherzens geschah mit Hilfe einer 1 %igen Osmiumsäurelösung [Tafelfig. 15]).

In den verschiedenen Herzabteilungen des Schildkrötenherzens: in den Vorhöfen, dem Ligam. atrio-ventriculare und am Ventrikel, nimmt man Unterschiede wahr, sowohl in der Anzahl der Nervenzellengruppen und der Zahl der in diesen Gruppen liegenden Nervenzellen als auch in der Grösse und zum Teil auch in der Struktur der Nervenzellen selbst.

Sämtliche Nervenzellen der beschriebenen Gruppe bestehen, eine jede aus einer Kapsel, einem Zellinhalte und einem Kerne nebst Kernkörperchen. Was die grösseren Nervenzellen betrifft, so entsendet eine jede von ihnen Fortsätze in Gestalt von Fibrillenbündeln, welche in einiger Entfernung von ihrem Austritte aus der Zelle zu einer starken gemeinsamen Nervenfaser zusammentreten; die Fortsätze der genannten Nervenzellen schlagen in ihrem weiteren Verlaufe verschiedene Richtungen ein. Die kleineren Zellen besitzen eine jede je einen Fortsatz. (Gelungene Präparate, welche man mit Hilfe der Methylenblaumethode als wie auch mit anderen Methoden angefertigt hat, lassen an den Nervenzellen erkennen: eine verschiedene Form und Grösse, das Beisammenliegen zweier Zellen in einer Kapsel, eine verschiedene Zahl der Zellfortsätze, wobei die Zellen aussen von Nervenfasern umgeben sind.[1])

Die Tafelfig. 16 stellt eine Nervenzelle aus dem Herzventrikel der Schildkröte dar; das Präparat ist durch Behandlung mit einer 1 %igen Osmiumsäurelösung erhalten worden (Leitz, Immers. $^1/_{12}$, Ok. 3, T. = 17). Die hier abgebildete Nervenzelle besteht aus einer Kapsel, dem Zellinhalte, dem Kerne nebst Kernkörperchen und einem Knäuel von Nervenfäden, die nach ihrem Austritte aus der Zelle einen gemeinsamen Stamm bilden: letzterer erscheint von der Fortsetzung der Zellkapsel in Gestalt einer Scheide begleitet.

[1]) J. Dogiel und K. Archangelsky, l. c. Taf. I, Figg. 8, 9, 10.

Wie meine früheren Untersuchungen gezeigt haben, lassen die mit einer 1 %igen Osmiumsäurelösung behandelten Nervenzellen erkennen, dass der gerade Zellfortsatz bei seinem Austritte aus der Zelle aus einer Masse feiner Nervenfibrillen besteht.[1]) Meine letzterzeit an den Nervenzellen des Frosch- und Schildkrötenherzens angestellten Untersuchungen zwingen mich zu der Annahme, dass man sich diese Nervenzellen als aus Fadenknäueln bestehend vorstellen muss, wobei letztere dem Kerne und Kernkörperchen ihren Ursprung verdanken; die Quelle der Nervenenergie ist in dem Kerne zu suchen, während dagegen die Nervenfäden nur als Leiter dieser Energie aufzufassen sind.

Auf Grund meiner Beobachtungen am Muskel- und Nervenapparate des Herzens beim Frosche und der Schildkröte des Kaspischen Meeres gelange ich zu den folgenden Thesen:

1. Die Herzmuskeln des Frosches, nämlich die Muskeln der Vorhöfe, des Ventrikels und des Aortenbulbus, bestehen aus netzförmig miteinander verbundenen Bündeln verschiedener Dicke, bis auf die feinsten Verzweigungen derselben, die sämtlich aus quergestreiften Muskelelementen zusammengesetzt erscheinen.

2. Die Muskeln der den Sinus bildenden Venen erscheinen in Gestalt von Bündeln, die in verschiedenen Richtungen verlaufen und ihrer Struktur nach den glatten Muskelelementen beizuzählen sind.

Die Muskeln der Vorhöfe und des Septum stehen weder mit dem Ventrikel noch mit dem Aortenbulbus in einem direkten, etwa durch Muskelbrücken vermittelten Zusammenhange. Zwischen den Vorhöfen und dem Ventrikel liegt eine Zwischenzone, in welcher weder quergestreifte noch glatte Muskelfasern zu finden sind.

3. Die Struktur der quergestreiften Muskeln der oben genannten Herzabschnitte und die Art und Weise, wie die betreffenden Muskelbündel und deren Verzweigungen zu dichten Netzbildungen zusammentreten — dies alles lässt sich am leichtesten mit Hilfe verschiedener Färbungs- und Härtungsmittel beobachten, wie z. B. mit einer $^1/_2$ %igen Osmiumsäurelösung, einer $^1/_2$—2 %igen Pikrinsäurelösung, einer $^1/_2$ %igen Essigsäurelösung, mit Aethylalkohol von gewisser Konzentration, sowie auch mittels vieler anderer Reagentien, ja sogar auch ohne Einwirkung der letzteren,

---

[1]) J. Dogiel: Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 14, Taf. 28, Fig. 5.

wie z. B. an der lebenden Mückenlarve (Corethra plumicornis — an der man das durch quergestreifte Elemente gebildete Netz der das Herzrohr der Larve umflechtenden flügelförmigen Muskeln wahrnimmt). Am geeignetsten aber ist, meinen Beobachtungen zufolge, eine ½—1—2%ige Pikrinsäurelösung, um das dichte Netz quergestreifter Muskeln an dem Septum atriorum zur Ansicht zu bringen. Diese dünne Membran wird an beiden Seiten von Epithel bedeckt, zwischen dessen beiden Schichten die Nerven und das Muskelnetz liegen. Die glatten Muskeln der in Bestand des Sinus tretenden Venen lassen sich mit Hilfe verschiedener Methoden darstellen, unter anderem auch durch die Methylenblaufärbung mit nachträglicher Fixierung durch Ammoniumpikrat oder Pikrokarmin.

4. Die im Vorhofe an der Atrio-ventrikulargrenze sich befindenden Muskelansätze, sowie die der genannten Grenzlinie nahe anliegenden Anfangsteile der Ventrikelmuskeln zeigen wohl einige Ähnlichkeit miteinander, doch sind andererseits auch gewisse Differenzen zwischen ihnen zu bemerken.

5. Die Muskeln des Aortenbulbus sind ringförmig angeordnet und weisen an verschiedenen Punkten des Umkreises eine verschiedene Dicke auf; dieser Ring besteht aus Schichten, die sich untereinander kreuzen: an dünnen Schnitten durch den Bulbus lässt sich die netzförmige Anordnung der Muskelfasern erkennen.

6. Nerven und Nervenzellen findet man beim Frosch an den in Bestand des Sinus tretenden Hohlvenen, an den Vorhöfen, der Kammer und nahe dem Bulbus arteriosus, ferner — ein reichlich entwickeltes Nervennetz an der Bulbusoberfläche.

7. Die von Nerven begleiteten Ganglienzellen sind in den einzelnen Herzterritorien in grösserer oder geringerer Anzahl gruppiert und finden sich unter anderem auch im oberen Drittel des Ventrikels, von seiner Basis an, jederseits, entsprechend der oder jener Klappe des Froschherzens.

8. Die Nervenzellen des Schildkrötenherzens (Emys caspica) haben ihren Sitz an den den Sinus bildenden Hohlvenen, an den Vorhöfen und am oberen Drittel des Ventrikels. Die Mehrzahl der genannten Gebilde trifft man an der Übergangsstelle des Ligamentum atrioventriculare, dort, wo das genannte Ligament an die Ventrikelbasis angrenzt, gleichwie auch bei dem Ursprunge desselben Bandes an den Vorkammern.

9. Wird das Schildkrötenherz als ein nur zum Teil anangisches Herz betrachtet, so lässt sich das Herz des Frosches ebensowenig als ganz gefässlos betrachten, denn dort, wo der Aortenbulbus einerseits an den Vorhof, andererseits an einen Teil der Kammer angrenzt, findet sich eine recht beträchtliche Anzahl von Blutgefässen (Tafelfig. 18).

10. Was das Verhalten der Nerven zum Herzmuskel betrifft, so konnte ich mich bis jetzt nicht von der Existenz der von Ranvier und einigen anderen Histologen beschriebenen Nervenendigungen in Gestalt von Knöpfchen überzeugen, obschon ich über ein Präparat verfüge, welches zu Gunsten dieser Anschauung spricht (Tafelfig. 7). Mit grösster Sicherheit kann man sich überzeugen, dass die Nervenfasern bald dem Verlaufe der Muskelfasern parallel ziehen, bald in die Tiefe zwischen die Muskelfaserbündel eindringen, und es liesse sich sogar die Ansicht adoptieren, derzufolge eine einzelne Nervenfaser in ihrem Verlaufe mehrere Muskelfasern innerviert und sie zur Kontraktion anregt.

Erklärung der Figuren auf Tafel XLIV und XLV.

Fig. 1. Schnitt von einem Froschherzen: v = Ventrikel, A = Vorkammern, B = Aortenbulbus, a = Teil der Klappe, b = Bulbusmuskeln, c = Bindegewebe. Leitz S. 3, Ok. 3, T. = 0.

Fig. 2. Netzförmige Anordnung der Muskeln in der Vorhofsscheidewand des Froschherzens. Behandlung mit 1%iger Pikrinsäurelösung. Leitz $^{3}/_{3}$, T. = 18.

Fig. 3. Zwei Muskelschichten aus dem Bulbus aortae des Froschherzens (1 und 2). Behandlung mit 1%iger Pikrinsäurelösung. Leitz $^{6}/_{3}$, T. = 20.

Fig. 4. Grenzlinie der Vorhöfe (A) und der angrenzenden intermediären Zone (c), welche letztere die Vorhöfe von der Kammer (v) trennt; n, n = Nerven, die von den Vorhöfen zu den Bidderschen Knoten (B, B) hinziehen; a, a = Klappen an der Grenze der Vorkammern (A) und der Kammer (V). (Froschherz.) Behandlung mit 1%iger Osmiumsäurelösung. Mittlere Lupenvergrösserung (Leitz).

Fig. 5. Eintrittsstelle der Nerven (N, N), gegenseitiger Faseraustausch der Nervenstämmchen an der Stelle der Remakschen Ganglien (g. R.). Behandlung mit 1%iger Osmiumsäurelösung. Leitz $^{3}/_{3}$, T. = 16.

Fig. 6. Verlauf der Nerven in der Vorhofsscheidewand des Froscherzens. Lagerung der Ludwigschen (L, L) und der Bidderschen Ganglien (B, B),

letztere nahe den Herzklappen liegend; Verbindungsäste (r) der im Septum verlaufenden Nervenstämmchen. Behandlung mit 1 %iger Osmiumsäurelösung. Leitz $^3/_3$, T. = 20.

Fig. 7. Ein Teil des Vorhofs (A); Zwischenzone (s) zwischen den Vorhöfen (A) und der Kammer (V), mit dem Nervenplexus (n, n), welcher die Bidderschen Knoten der rechten und linken Seite miteinander verbindet und zum Teil auf die Kammer (V) übergeht, um schliesslich in Verdickungen (e), sowie in feinste Nervenfäserchen (n') auszulaufen. 1 %ige Osmiumsäurelösung. Leitz $^3/_3$, T. = 20.

Fig. 8. Nervengeflecht des Bulbus aortae eines Froschherzens. Behandlung mit Methylenblau, Fixierung mittelst Ammoniumpikrat. Leitz $^6/_3$, T. = 16.

Fig. 9. Eine Zelle aus einem Remakschen Ganglion. Behandlung mit einer 1 %igen Chlorgoldlösung. Leitz, Immers. $^1/_{12}$, Ok. 3, T. = 17.

Fig. 10. Nervenzelle aus dem Septum atriorum. Behandlung mit einer 1 %igen Osmiumsäurelösung. a = Kapsel, b = Zellinhalt; c = Kern mit zwei kleinen Kernkörperchen; d = Kerne der Zellkapsel, 1 = gerader Fortsatz, 2 = ein zweiter Zellfortsatz.

Fig. 11. Nervenzelle aus dem Septum; Behandlung mit 1 %iger Osmiumsäurelösung. 1 = gerader Fortsatz, 2 = Fibrillenplexus, 3 = Kapsel, 4 = Zellinhalt, 5 = Kern. Leitz $^6/_3$, T. = 20.

Fig. 12. Zwei Nervenzellen des Septum atriorum, in einer gemeinsamen Kapsel liegend. Behandlung mit einer 1 %igen Osmiumsäurelösung. a, b = zwei Zellfortsätze. In den Zellen sind je ein Kern und Kernkörperchen von verschiedener Grösse sichtbar; c = zwischen den Zellfortsätzen befindliches Geflecht von nervösem Charakter. Leitz, Immers. $^1/_{12}$, Ok. 3, T. = 17.

Fig. 13. Nervenzelle aus einem Bidderschen Ganglion; Behandlung mit 1 %iger Osmiumsäurelösung. 1 = Zellinhalt; 2 = Kern mit Kernkörperchen; 3 = Kapsel; 4 = gerader Fortsatz; 5 = Nervennetz. Leitz Immers. $^1/_{12}$, Ok. 3, T. = 17.

Fig. 14. Im Bereiche des Ligamentum atrio ventriculare und im Ventrikel liegende Nerven und Nervenzellengruppen (aus einem Schildkrötenherzen). a = Fasern des Ligam. atrio ventriculare (L); b = Nervenfaserbündel; c = Nervenzellengruppen; n, n = Nerven; d, d = Blutgefässe; e = Muskelbündel des Ventrikels (V); g, g = Nerven; h, h = Nervenzellen des Ventrikels. Behandlung mit 1 %iger Osmiumsäurelösung. Mittlere Lupenvergrösserung (Leitzsche Lupe).

Fig. 15. Dasselbe Präparat bei starker Vergrösserung (Leitz $^3/_3$, T. = 20). V = Ventrikel; Nt = Nervenstämmchen, Nervenzellen enthaltend; nc, nc = Nervenzellen aus dem oberen Drittel der Herzkammer (eines Schildkrötenherzens); p = plexus nervorum mit Nervenzellengruppen.

Fig. 16. Nervenzelle aus dem Ventrikel eines Schildkrötenherzens. Behandlung mit 1 %iger Osmiumsäurelösung. 1 = Kapsel; 2 = Zellinhalt;

3 = Kern; 4 = Nucleolus; 5 = Nervenplexus in einen Fortsatz (6) übergehend; 7 = Kapselkerne. Leitz Immers. $^1/_{12}$, Ok. 3, T. = 17.

Fig. 17. Nerven und glatte Muskelfasern der in den Bestand des Sinus tretenden Vena cava (Schildkrötenherz). Behandlung mit 1 %iger Osmiumsäurelösung. n, n = Nerven; m = Muskeln. Leitz $^6/_3$, Tub. eingeschoben.

Fig. 18. Schnitt durch die Aussenfläche des Bulbus arteriosus eines Froschherzens (Rana esculenta). B = Bulbus arteriosus; g = Blutgefässe, welche an die Bulbus-Oberfläche treten und sich hier verzweigen; diese Verzweigungen (der Art. und Vena bulbi) begeben sich zum Teil in das zwischen Bulbus und Vorhof liegende Bindegewebe, zum Teil aber durchsetzen sie das Gewebe, welches zwischen Bulbus und Kammeroberfläche liegt. p = Pigmentzellen.









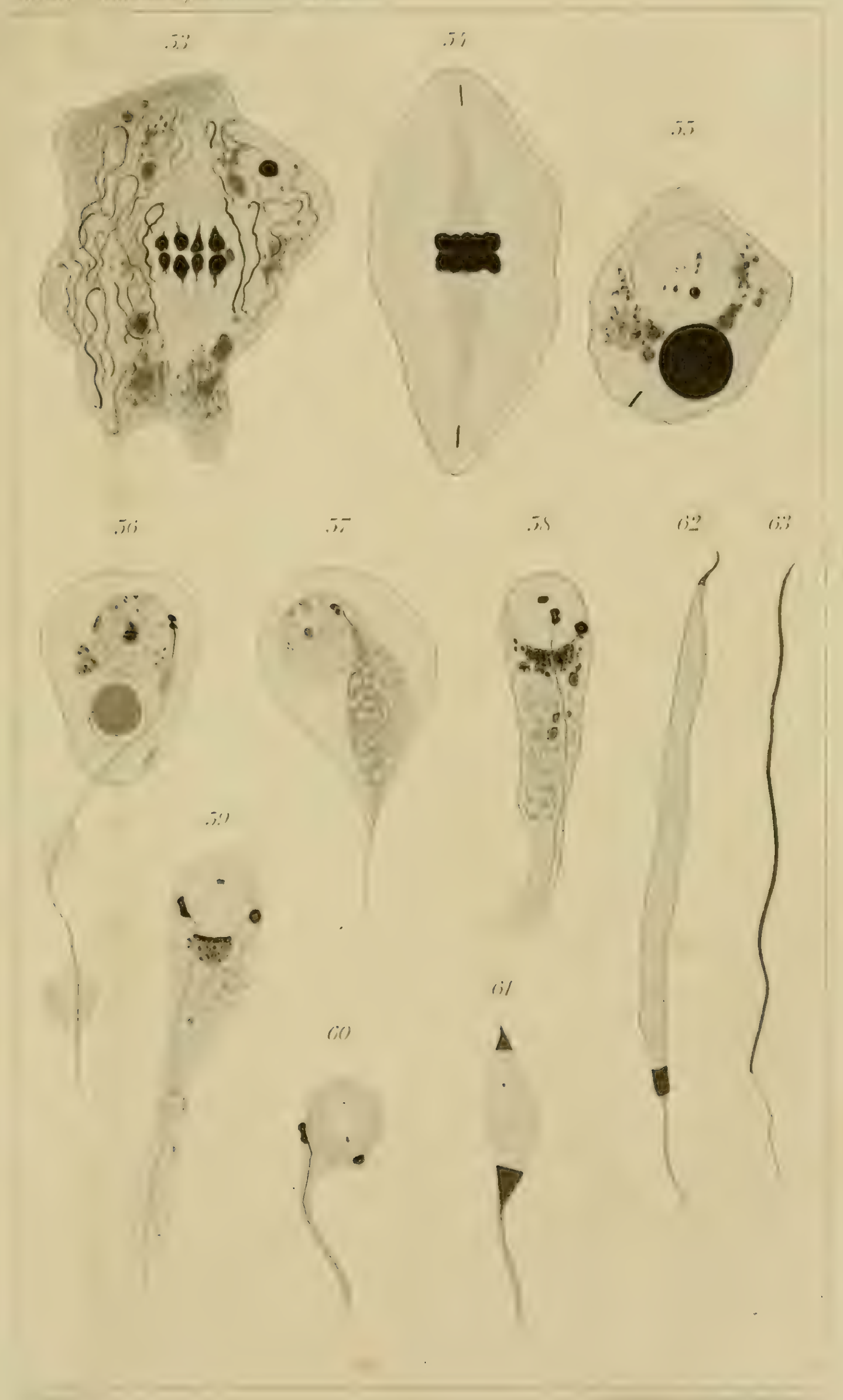







30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52




53
54
55
56
57
58
62
63
59
60
61

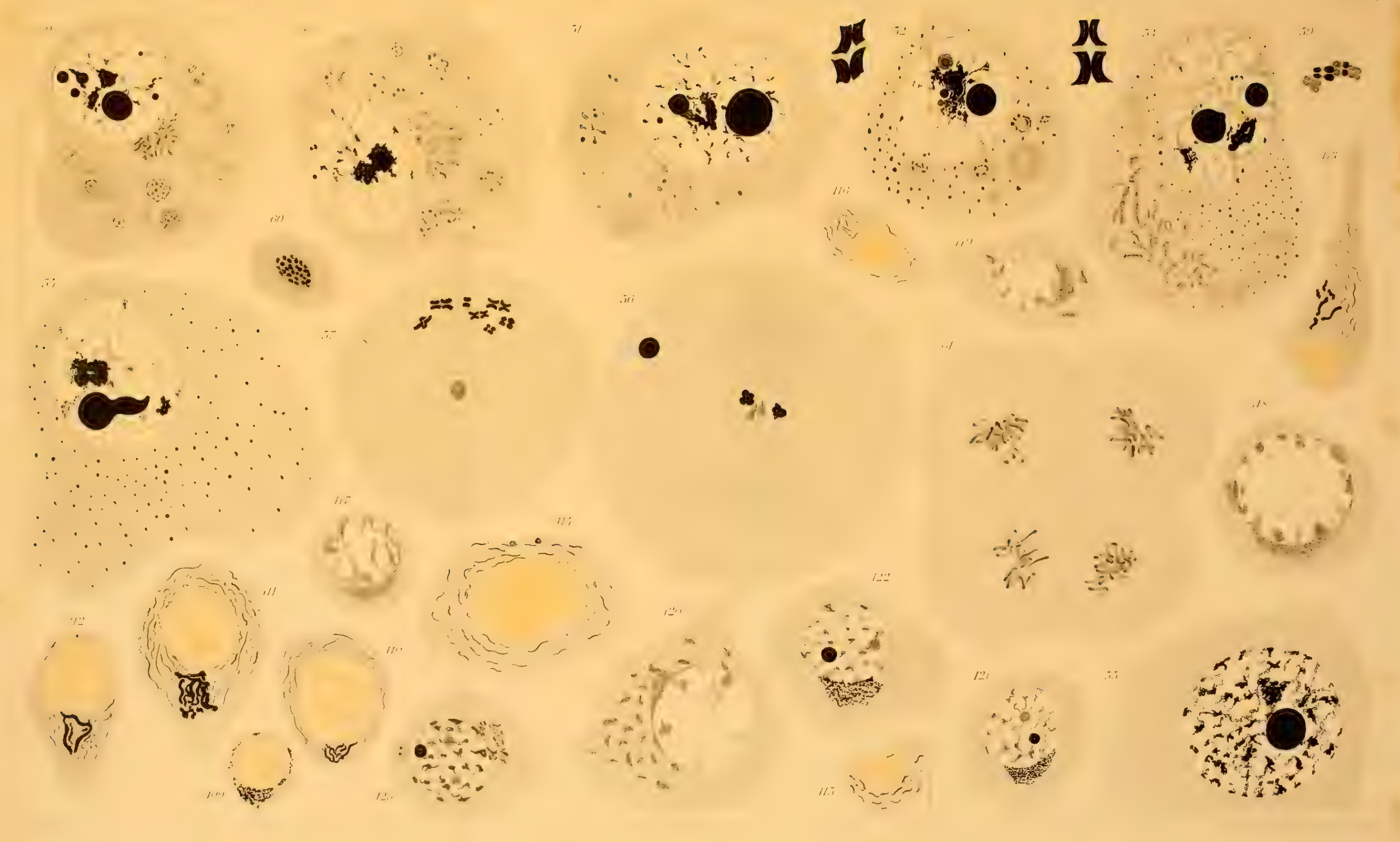



1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
31'



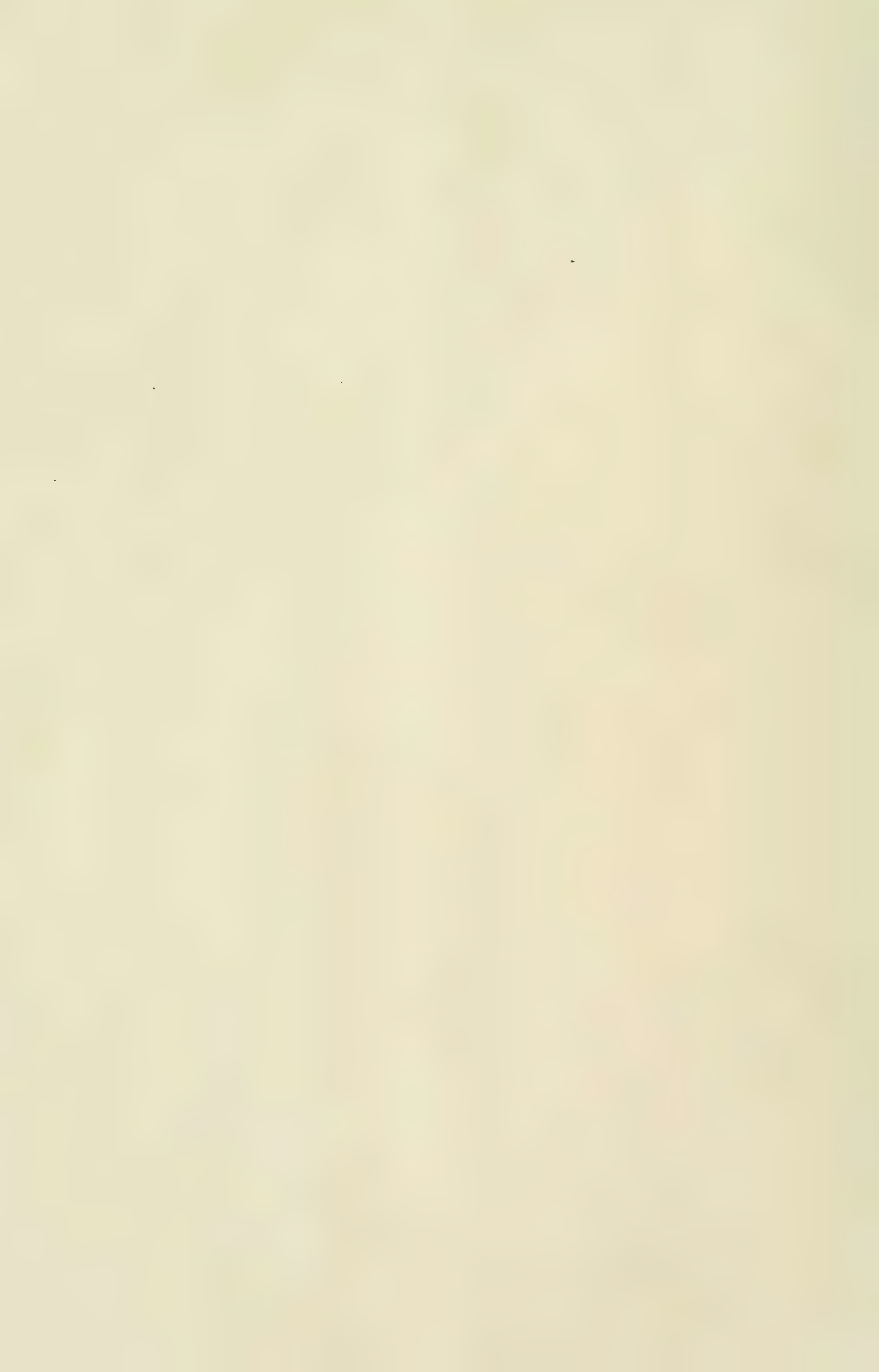


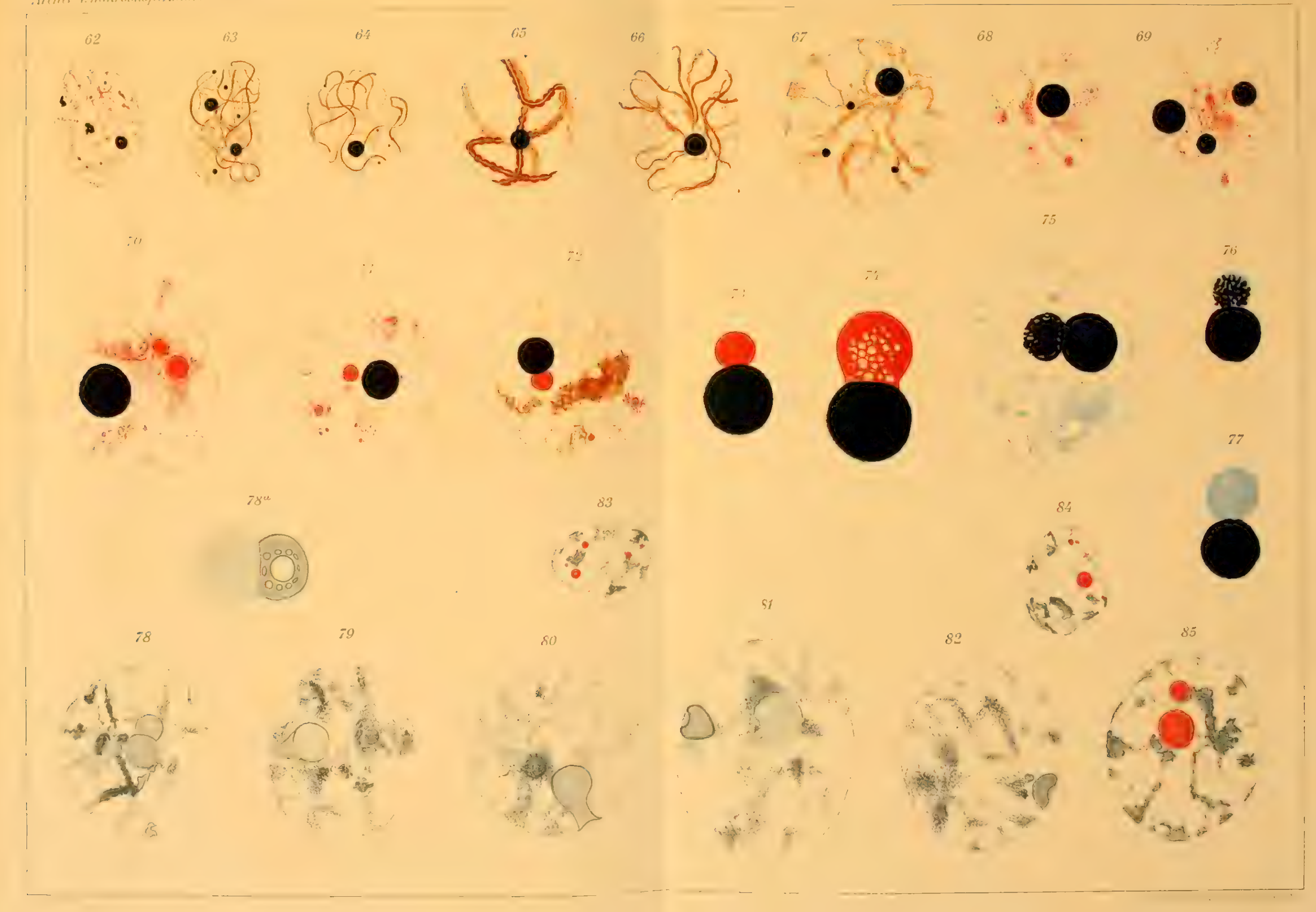


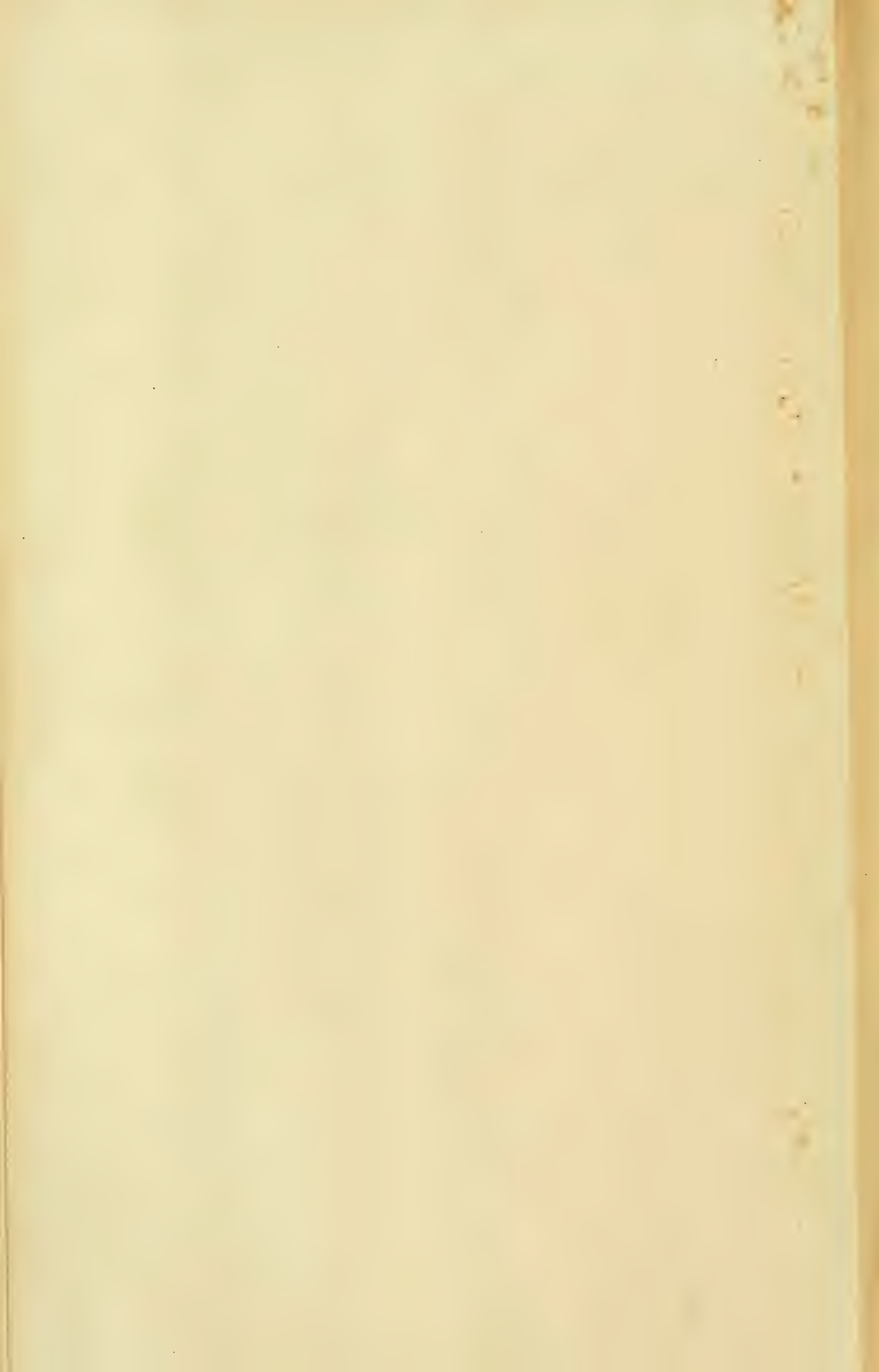






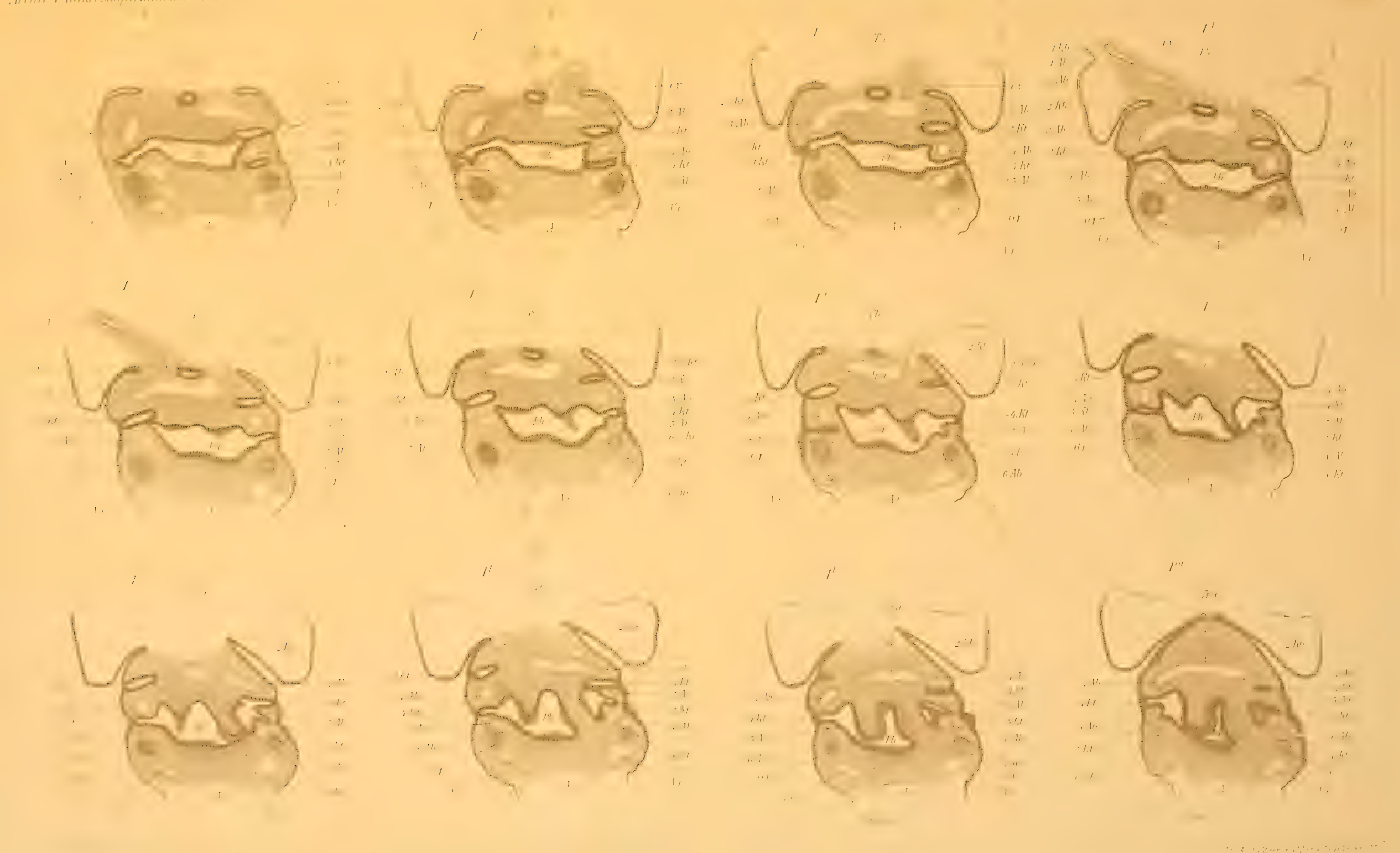



62
63
64
65
66
67
68
69
75
76
72
74
77
78a
83
84
81
78
79
80
82
85



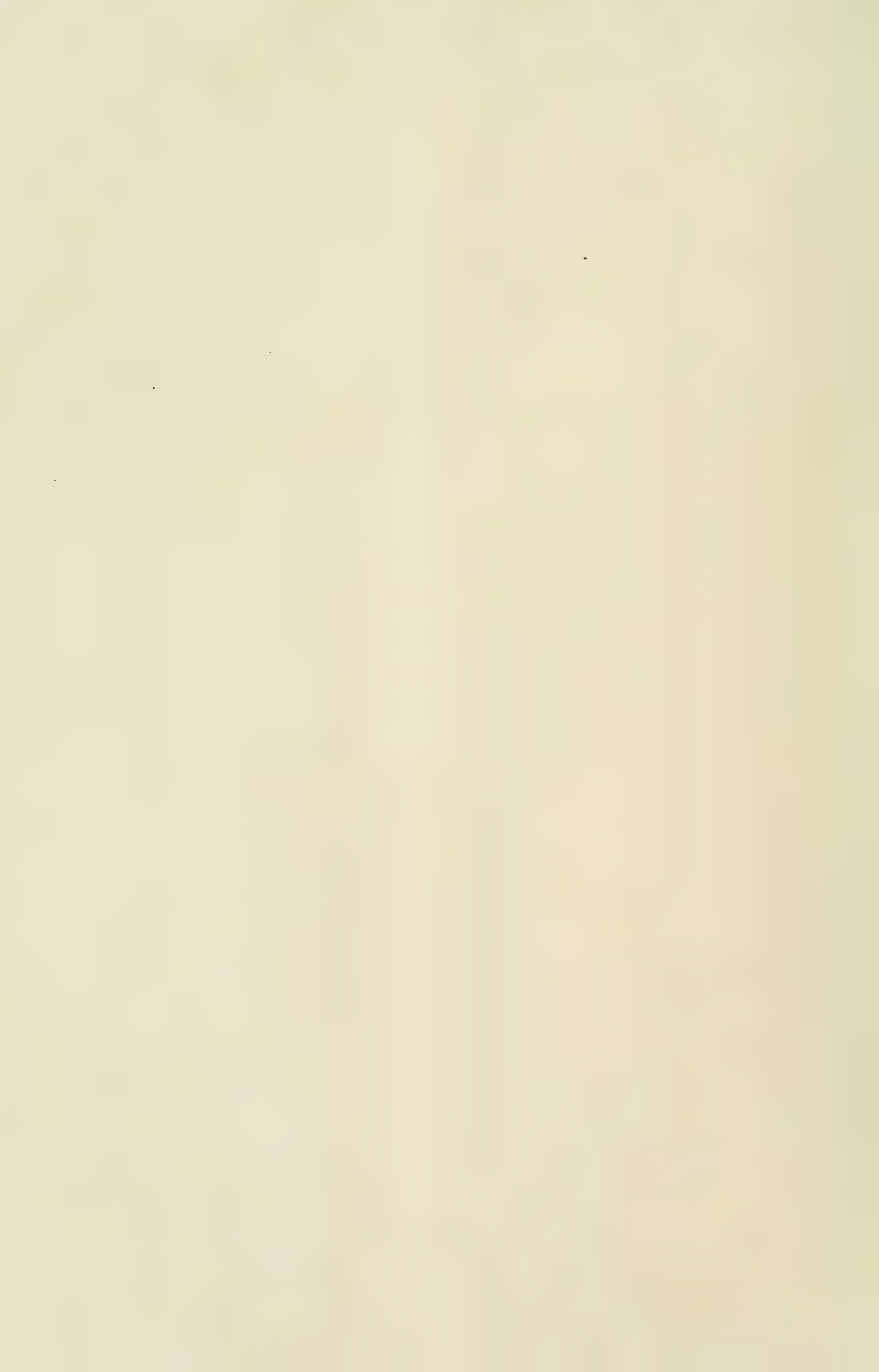


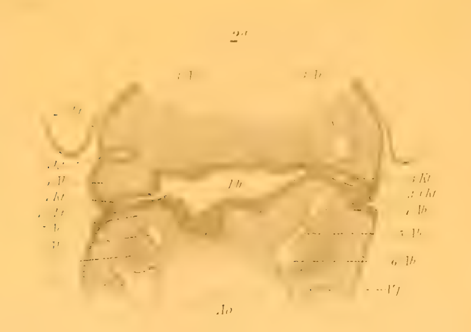


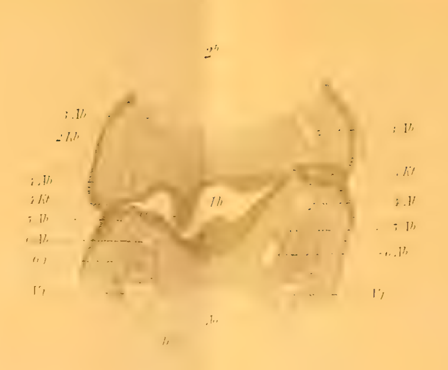


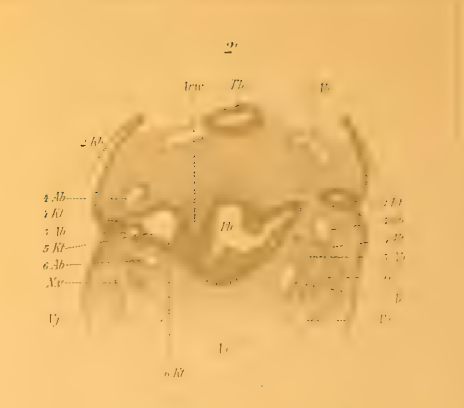


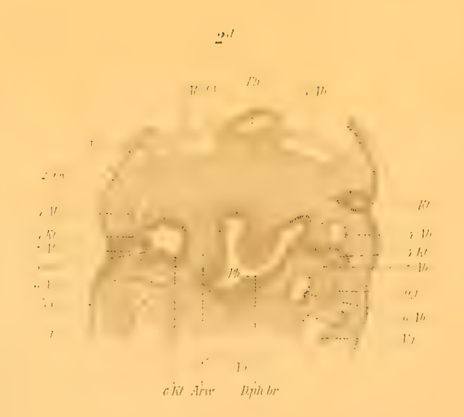




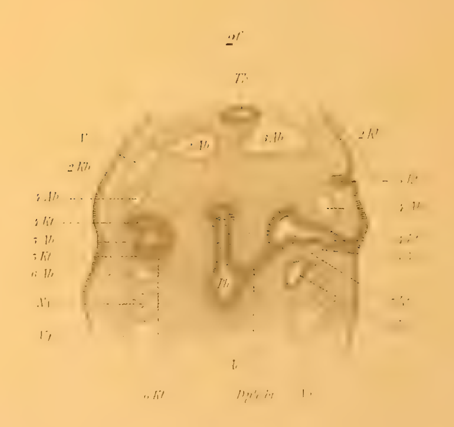




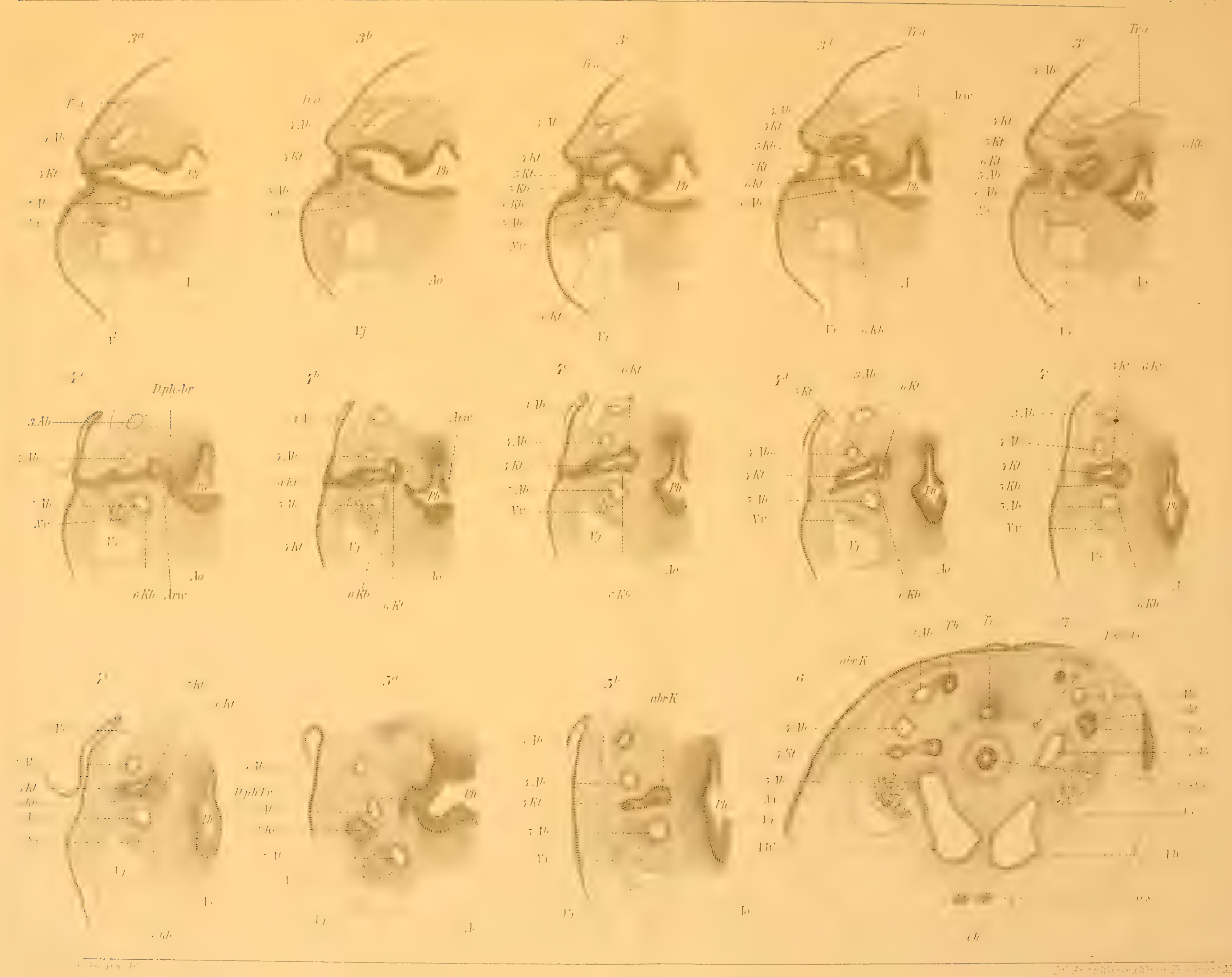


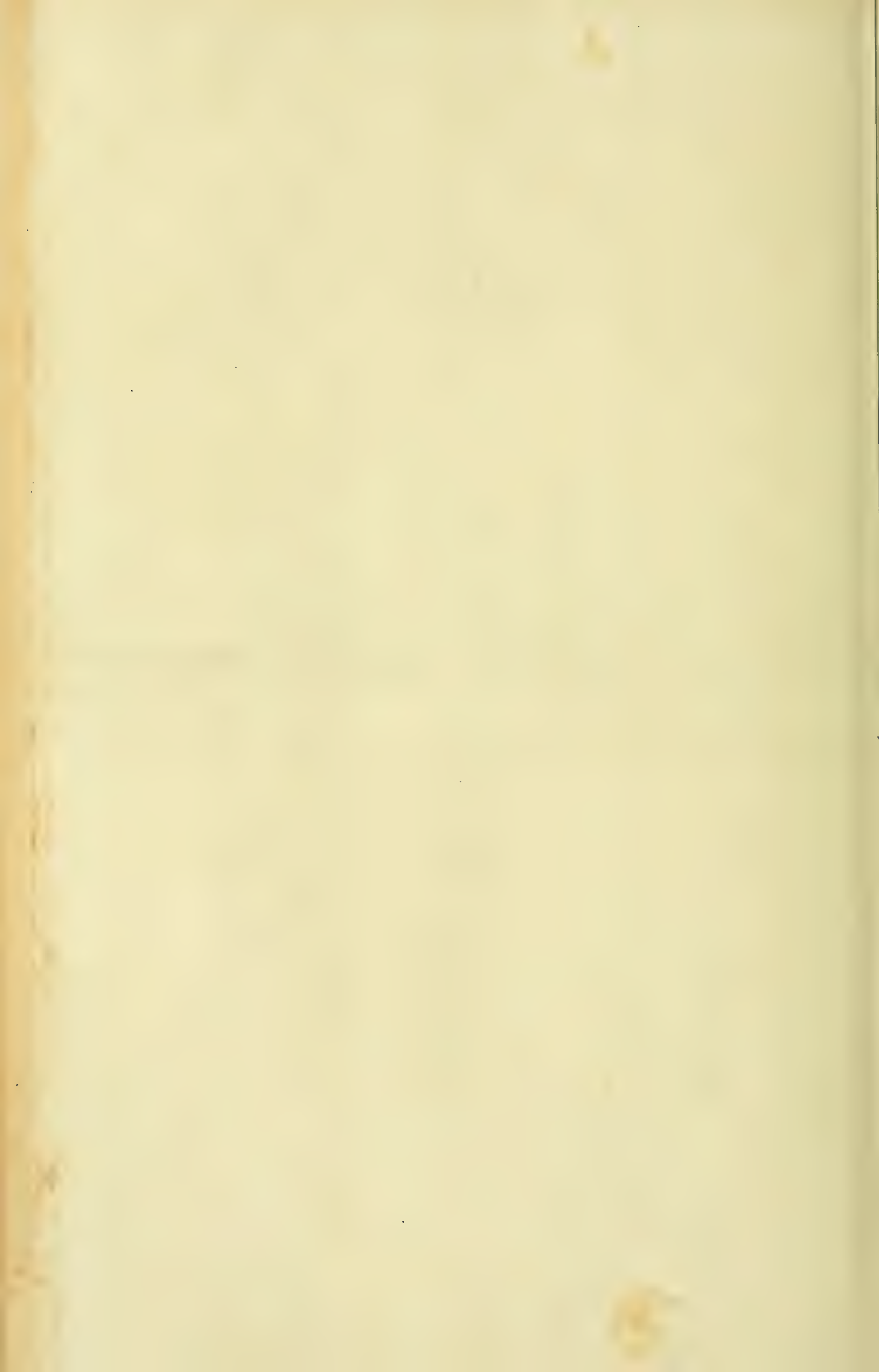


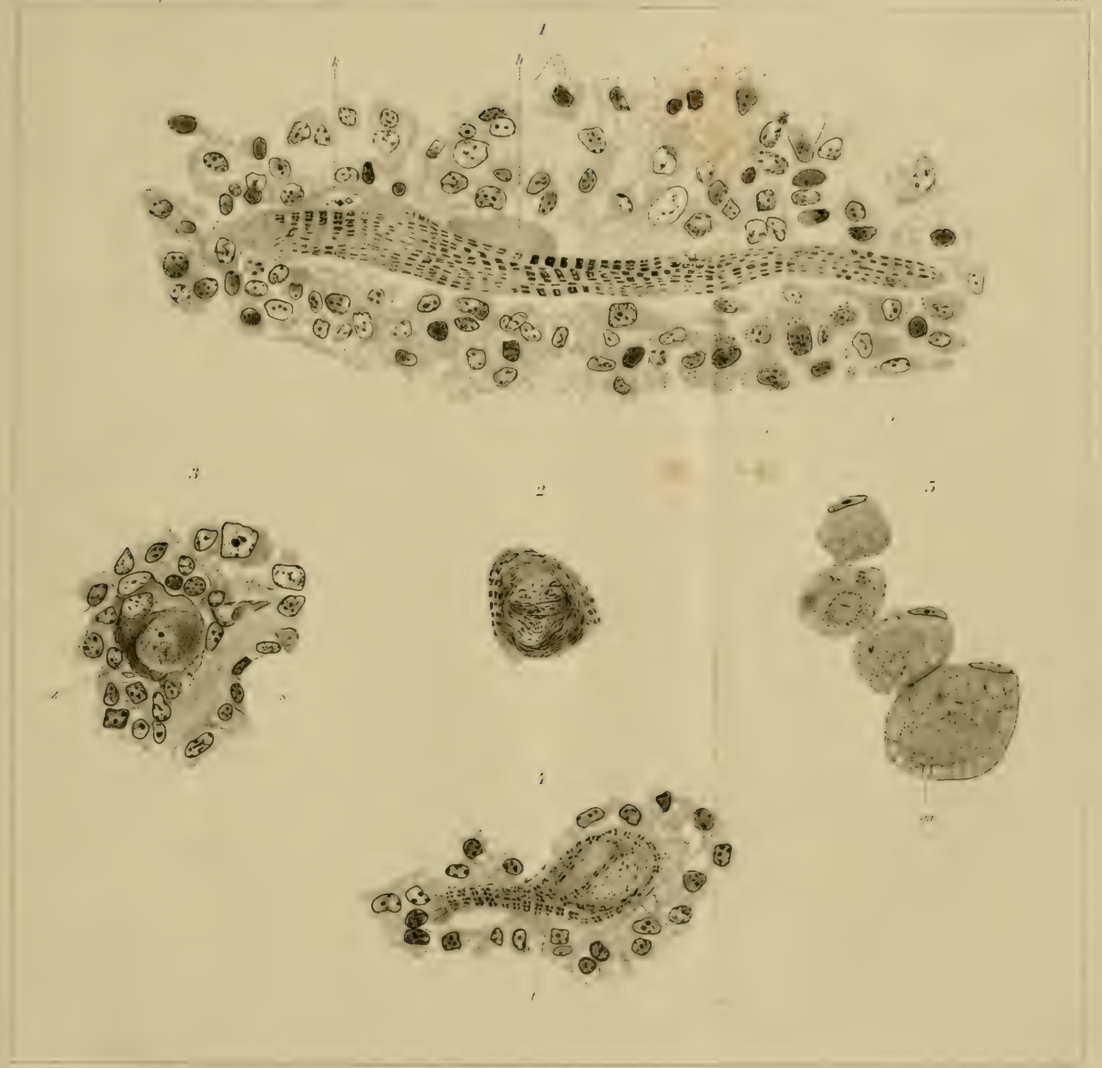


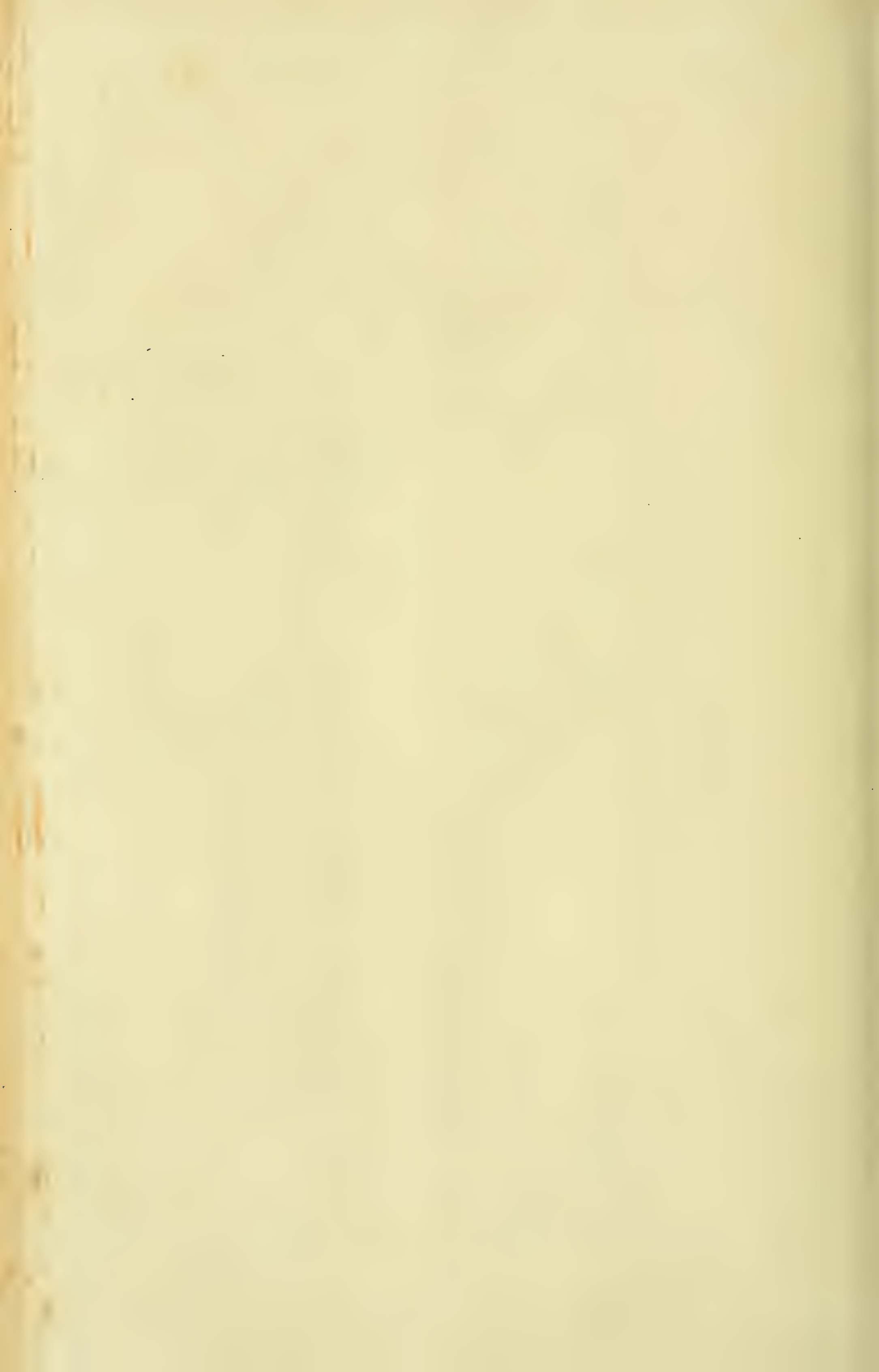






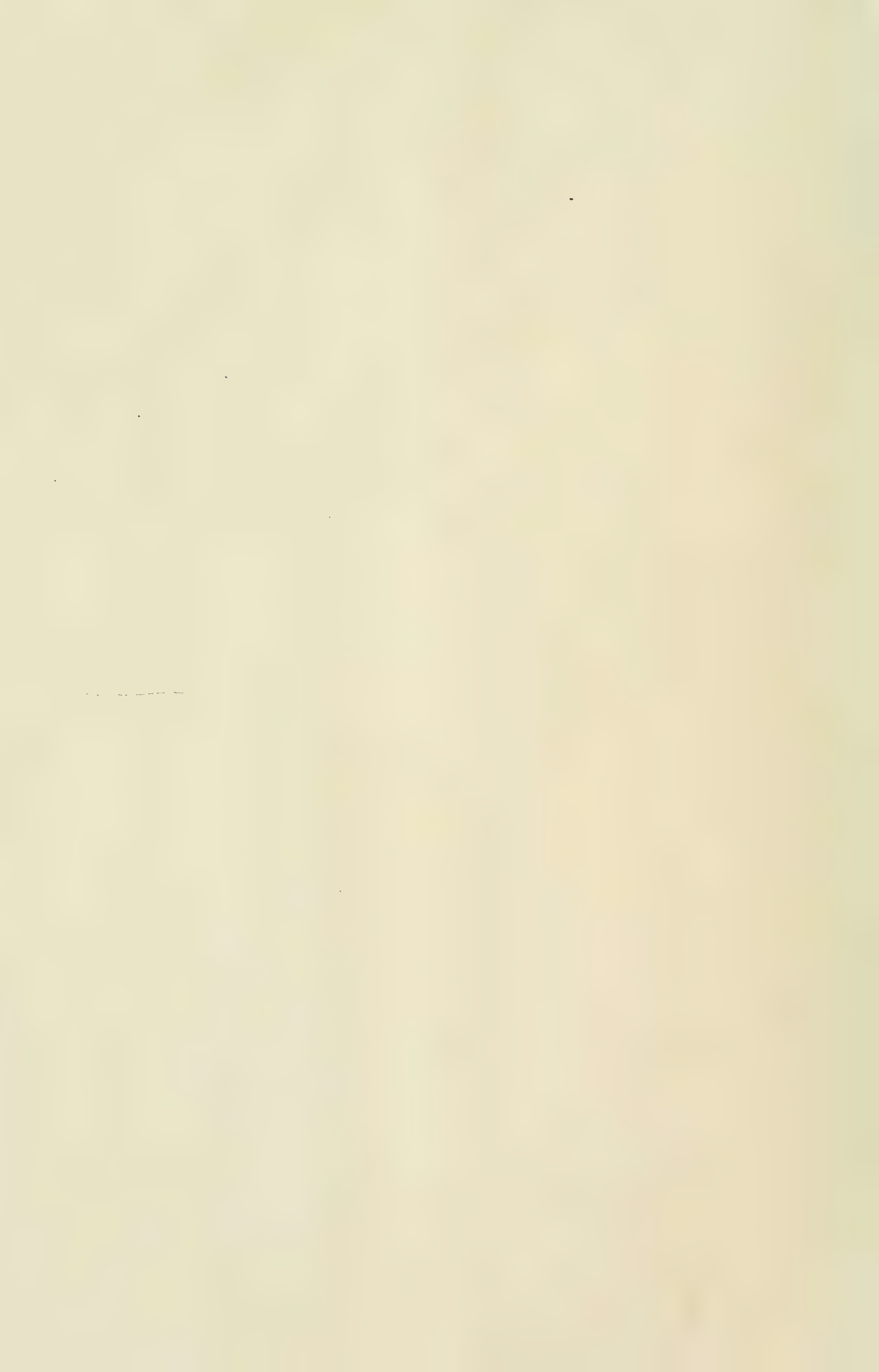


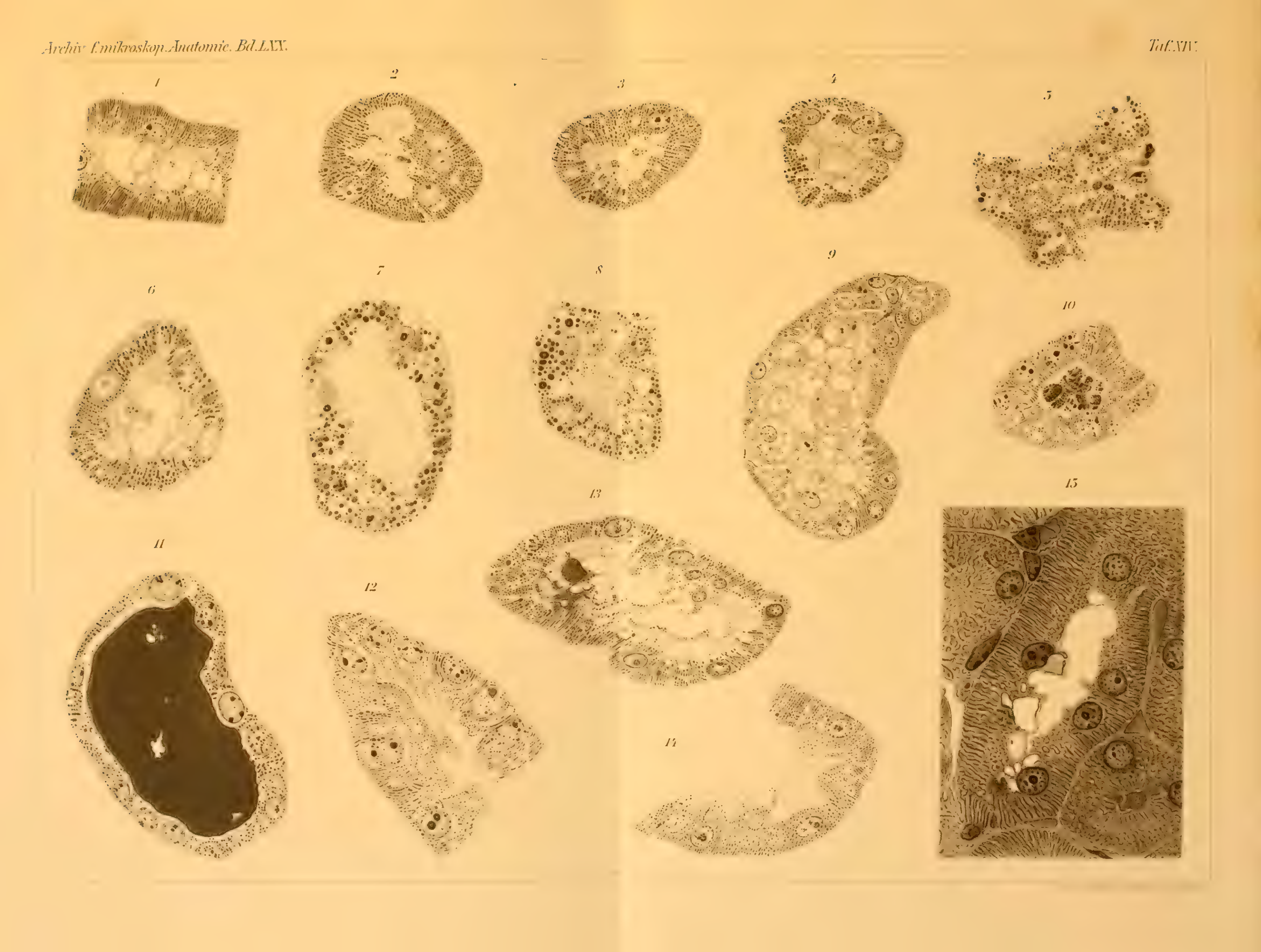


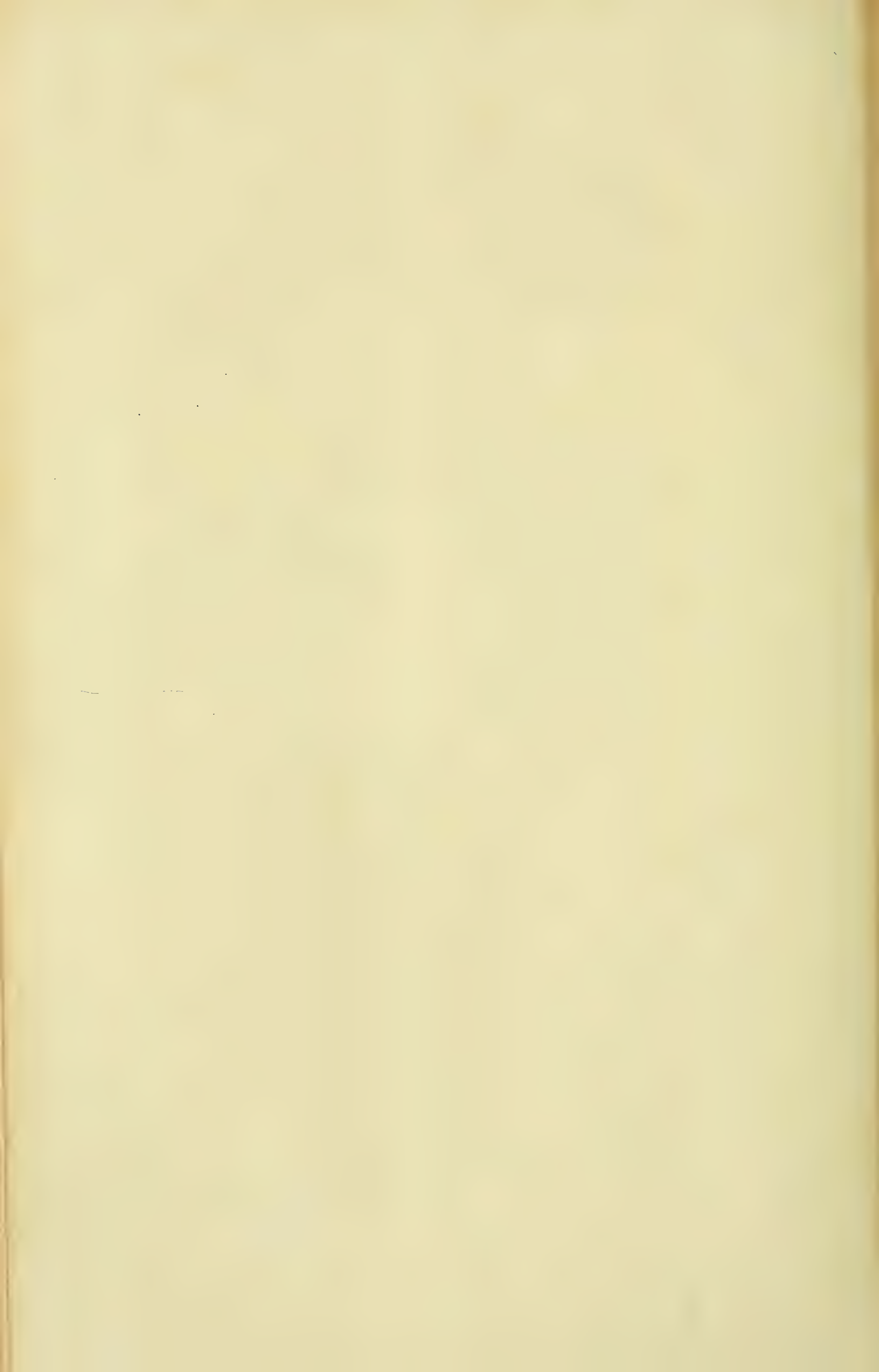




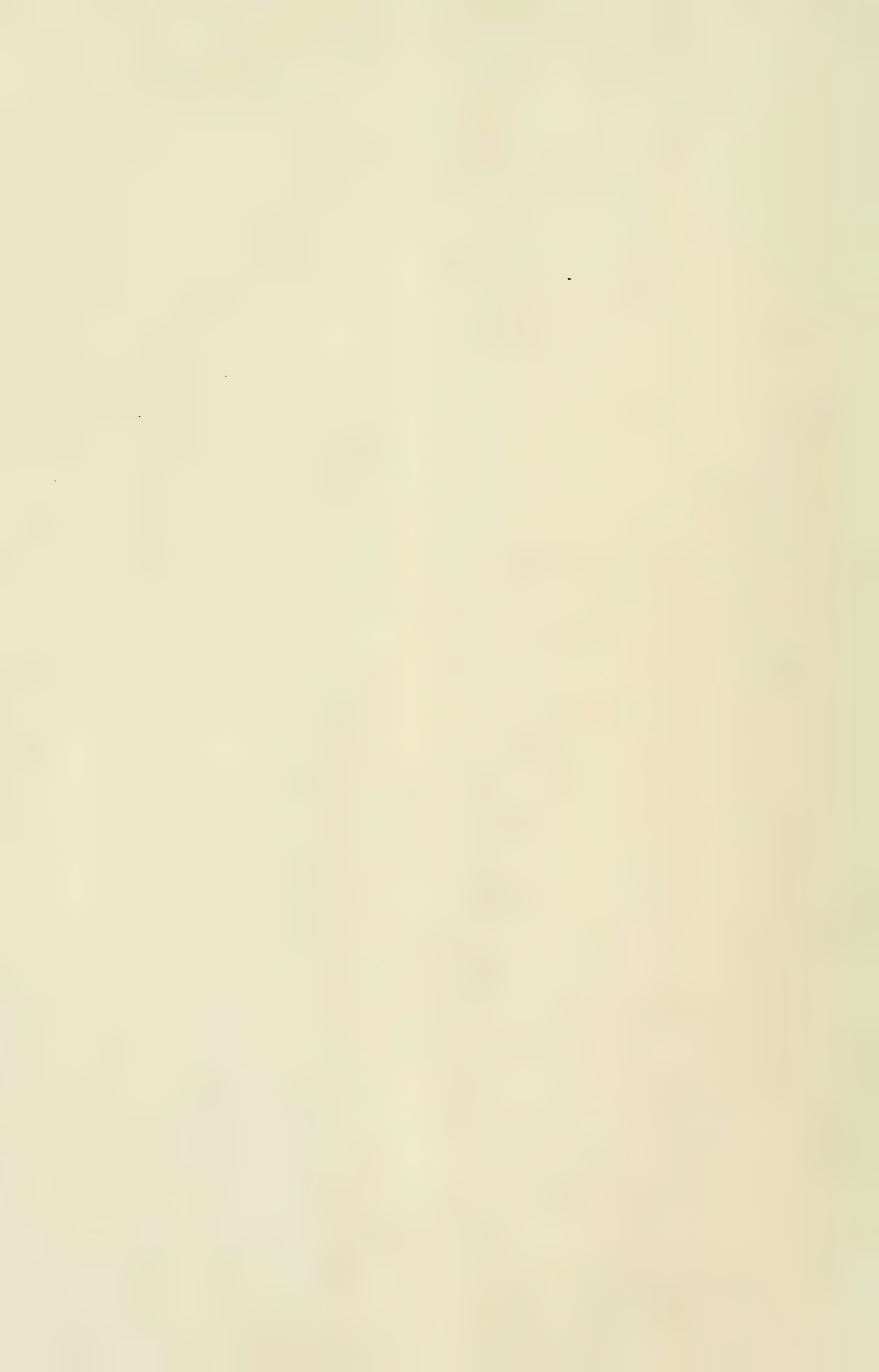


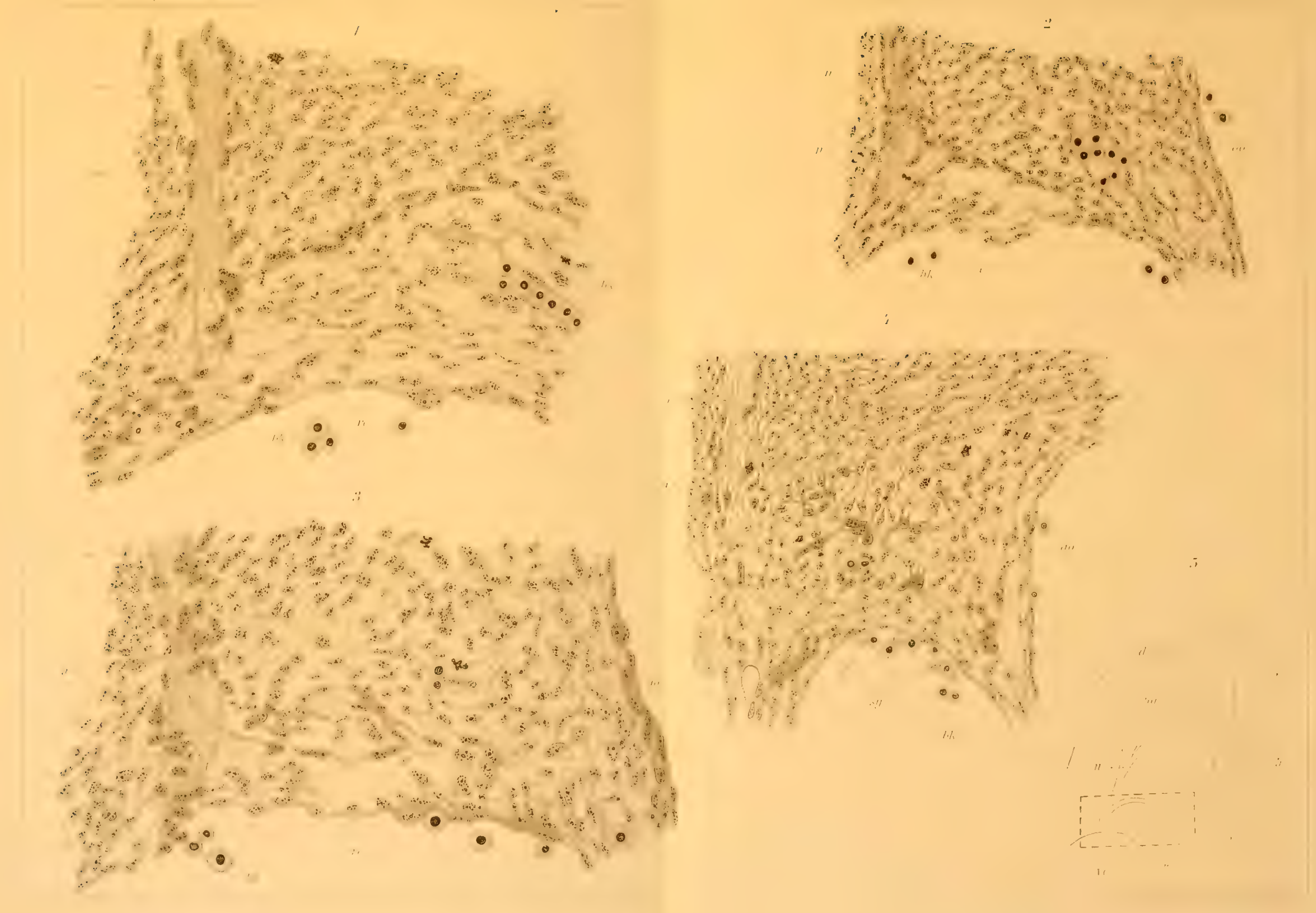


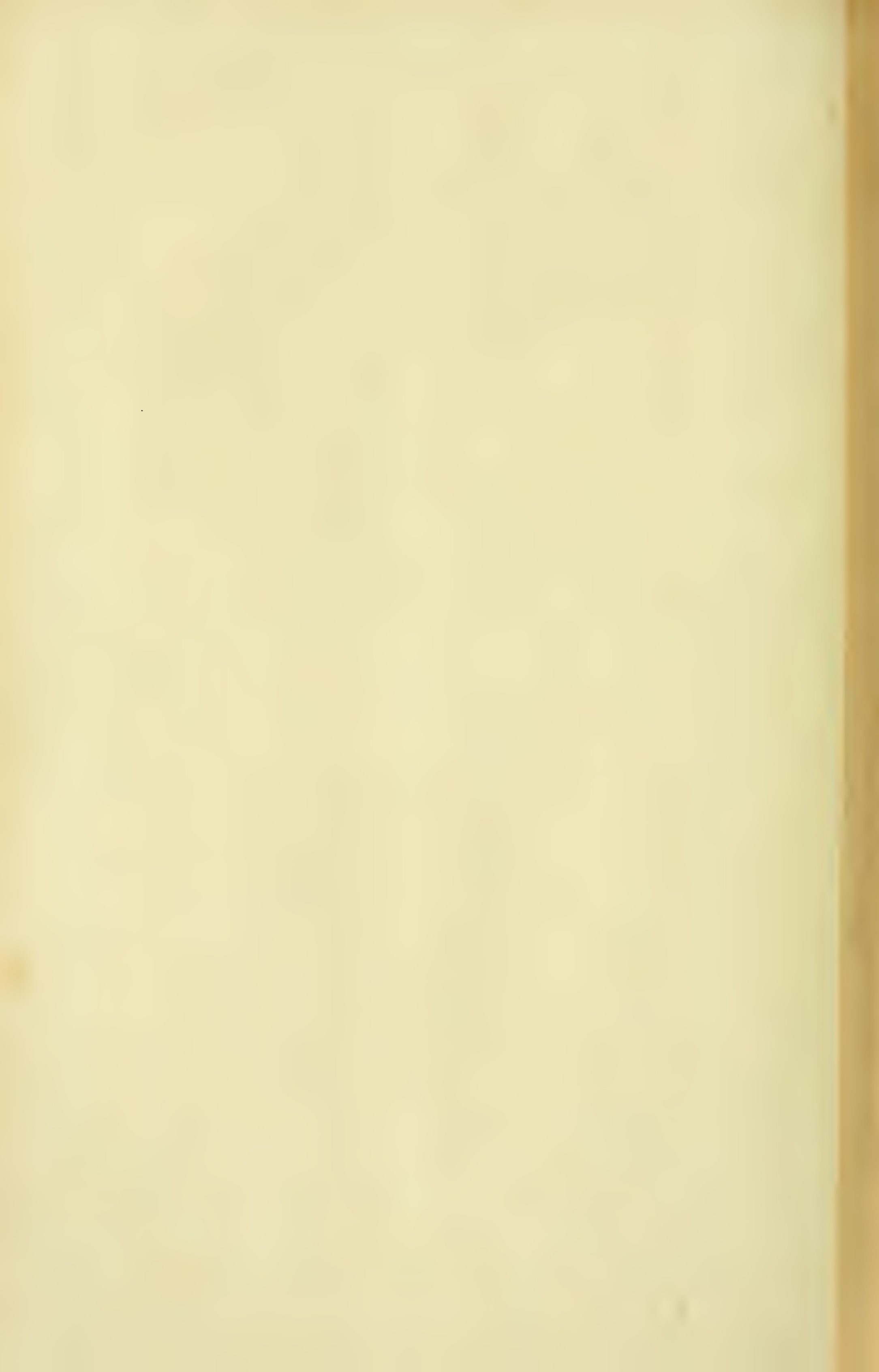

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15



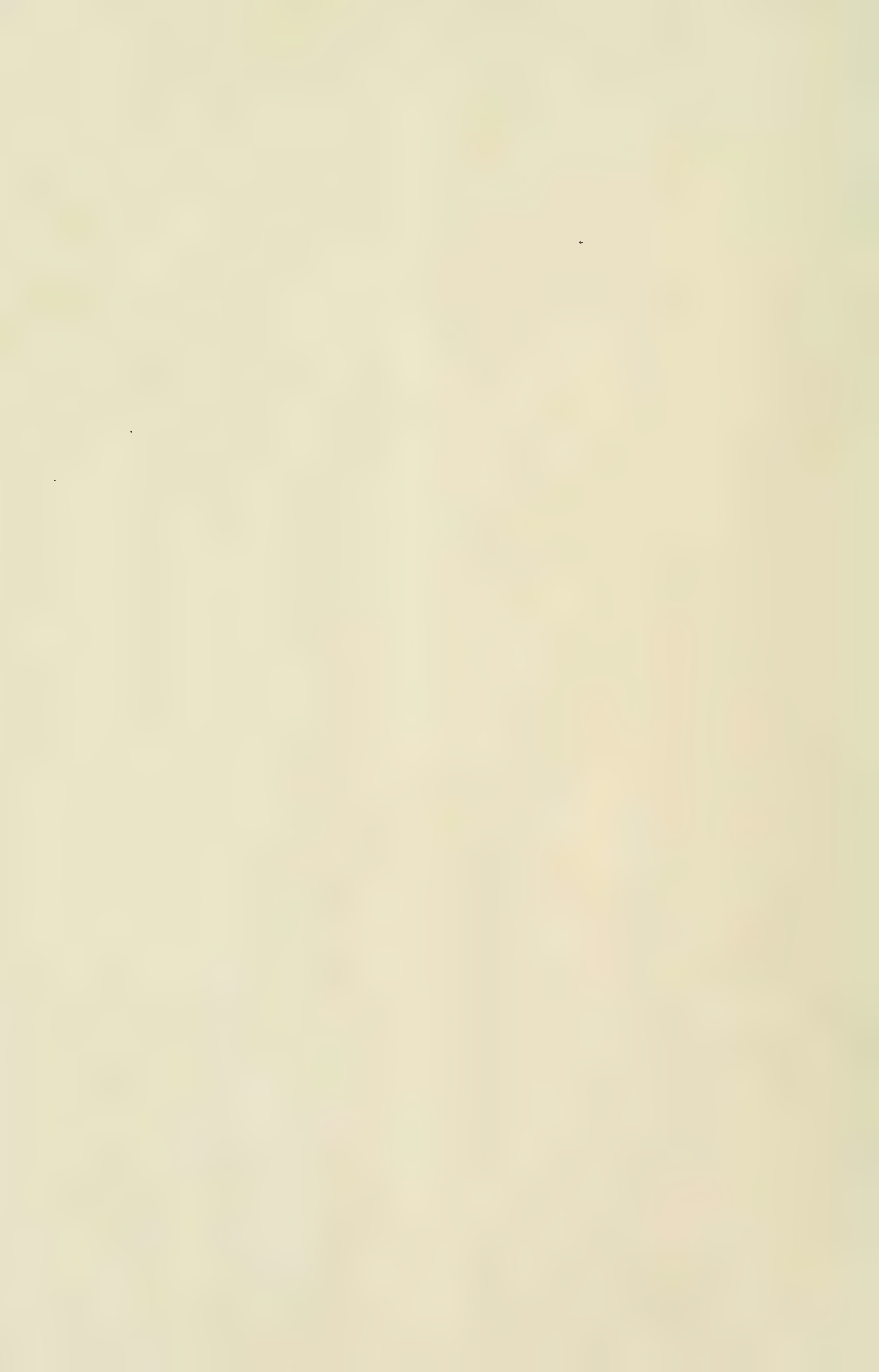


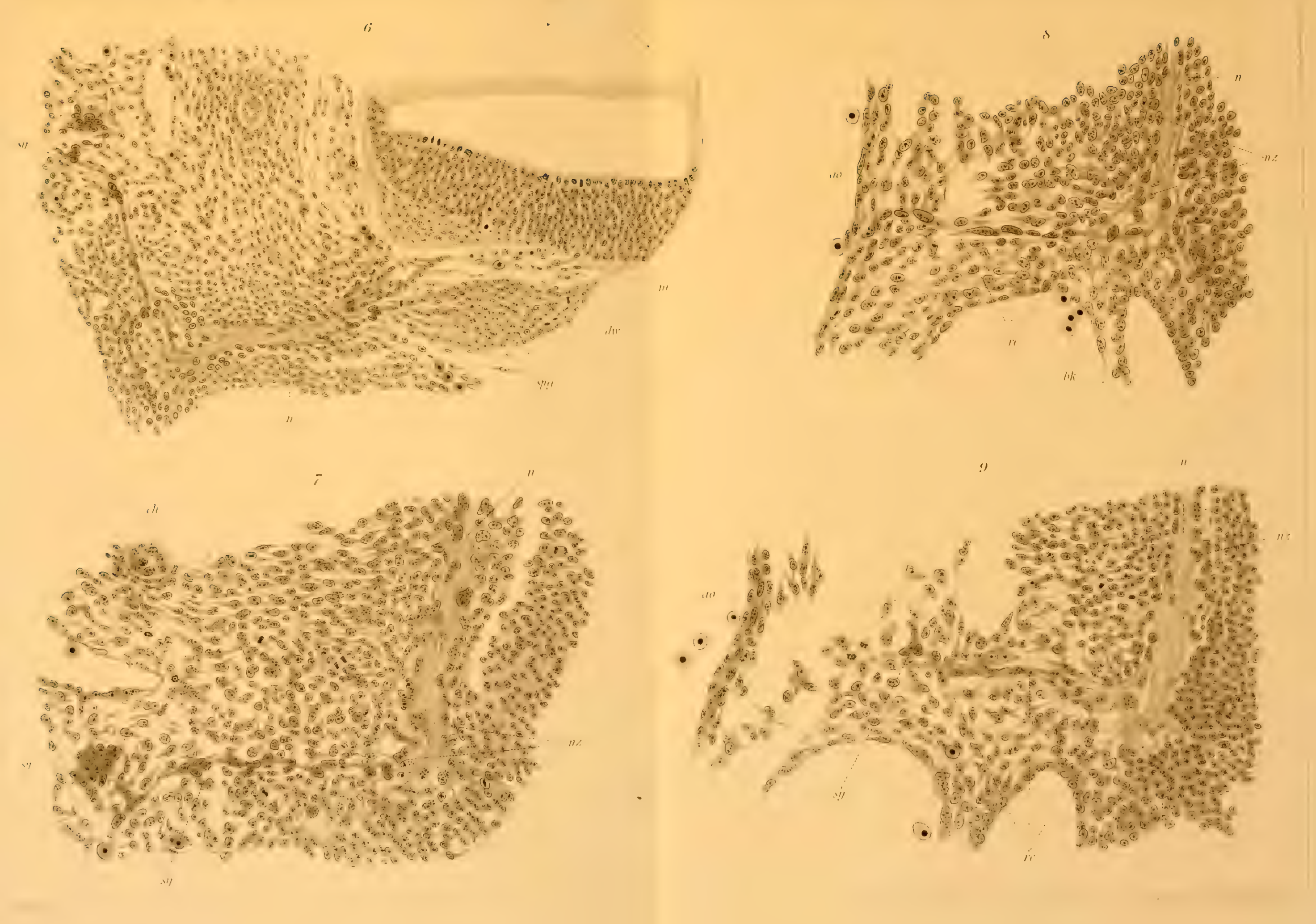








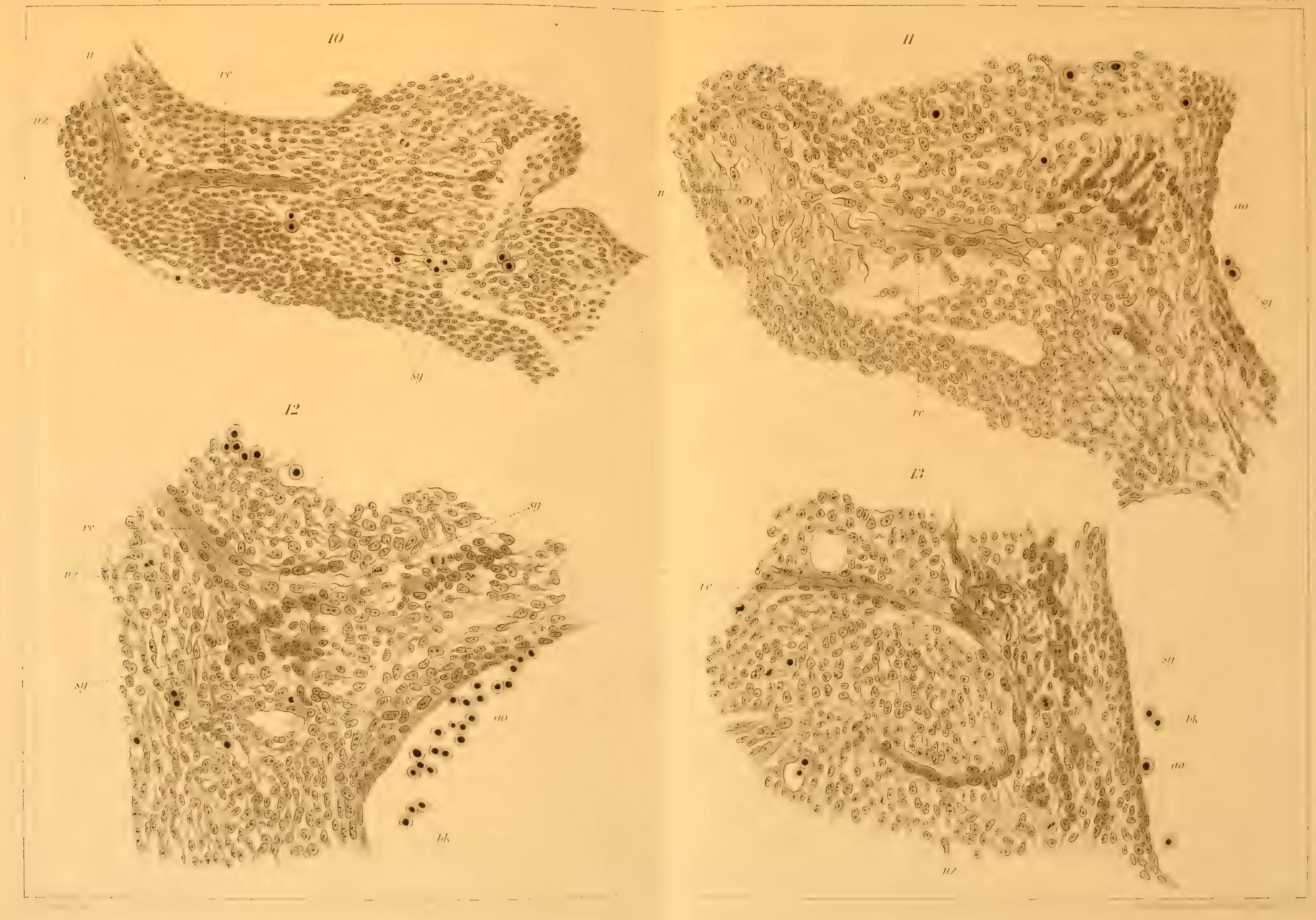



6
sg
m
dw
spg
n
8
n
nz
ao
rc
bk
7
n
ch
nz
sg
sg
9
n
nz
ao
sg
rc








10
n
rc
nz
sg
11
n
ao
sg
rc
12
rc
sg
nz
sg
ao
bk
13
rc
sg
bk
ao
nz

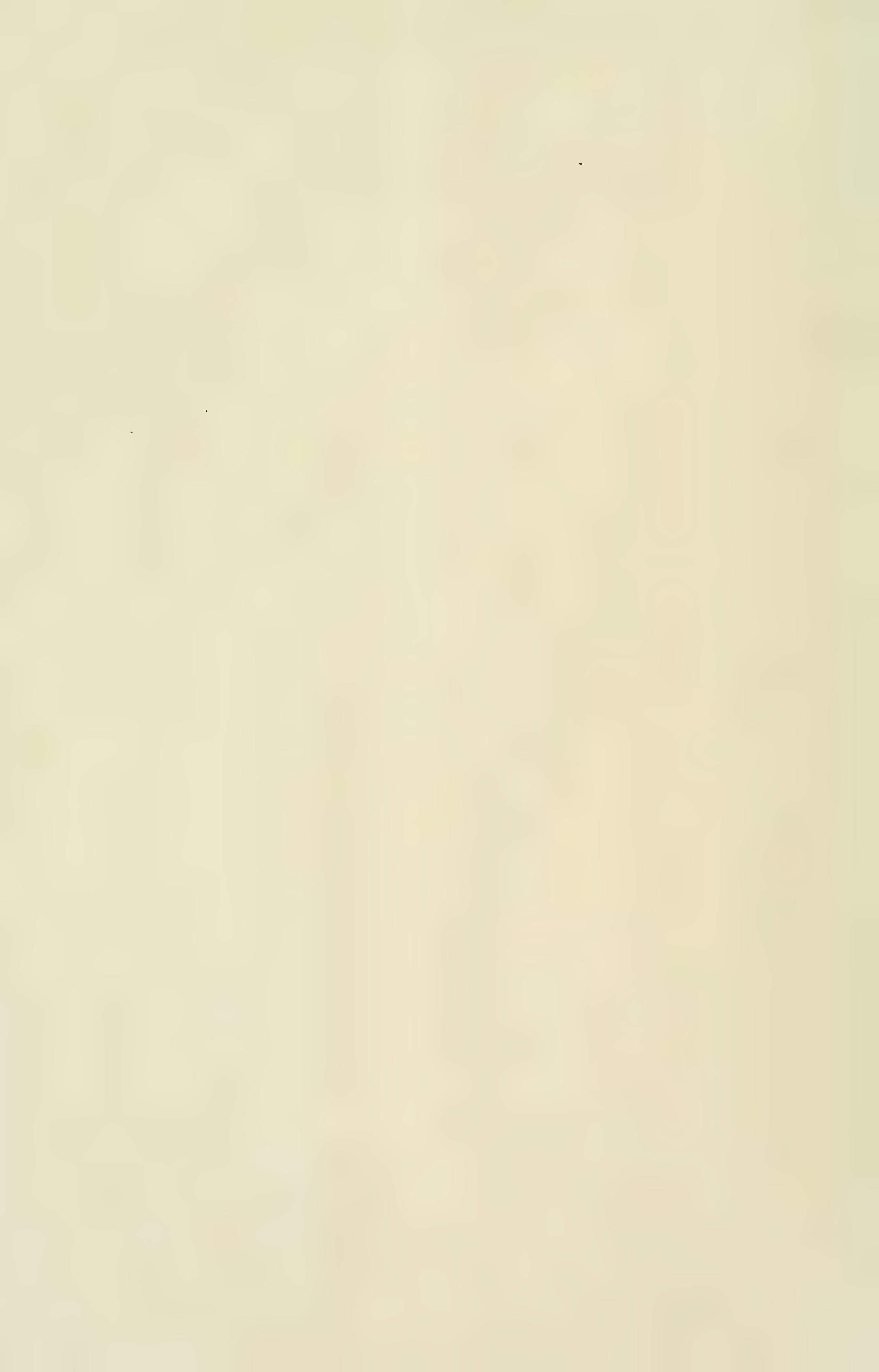


1 2 3 4 10

5 6 7 9







1 2 3 4 5 20 20a 21 22 25a 25b

24

14 15 19

6 7 8 16

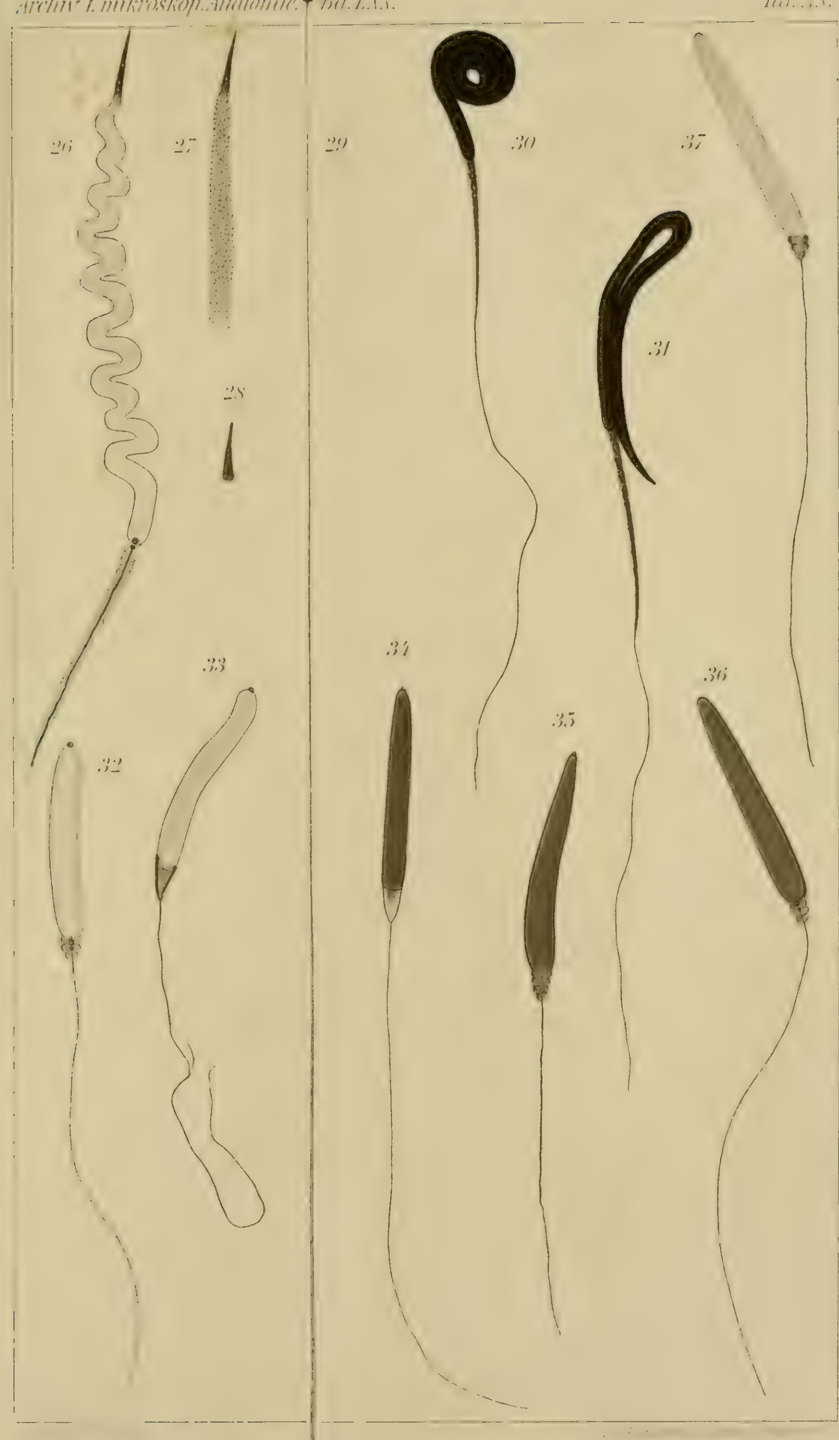
17

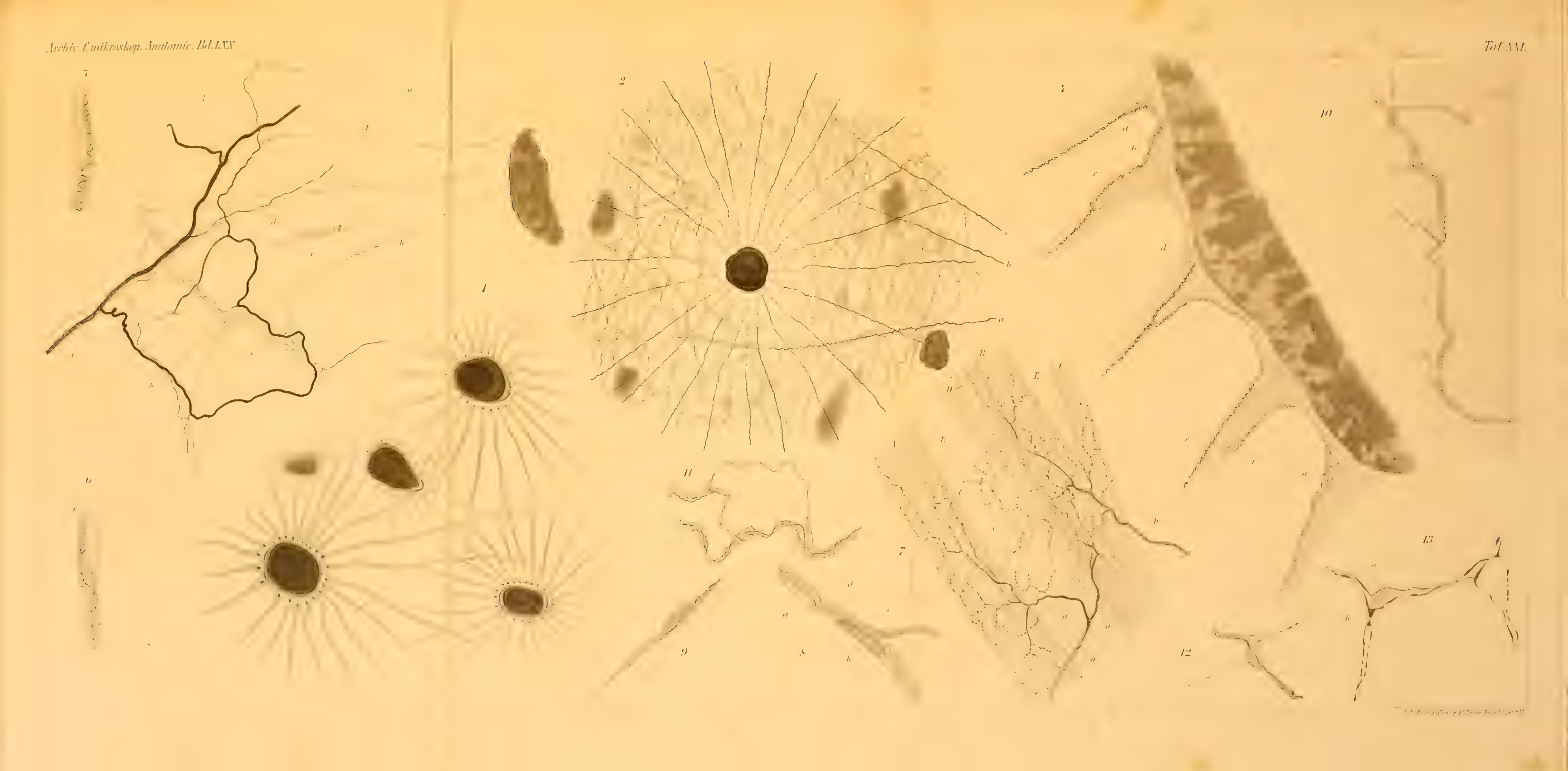
18

9 10 11 12 13

23

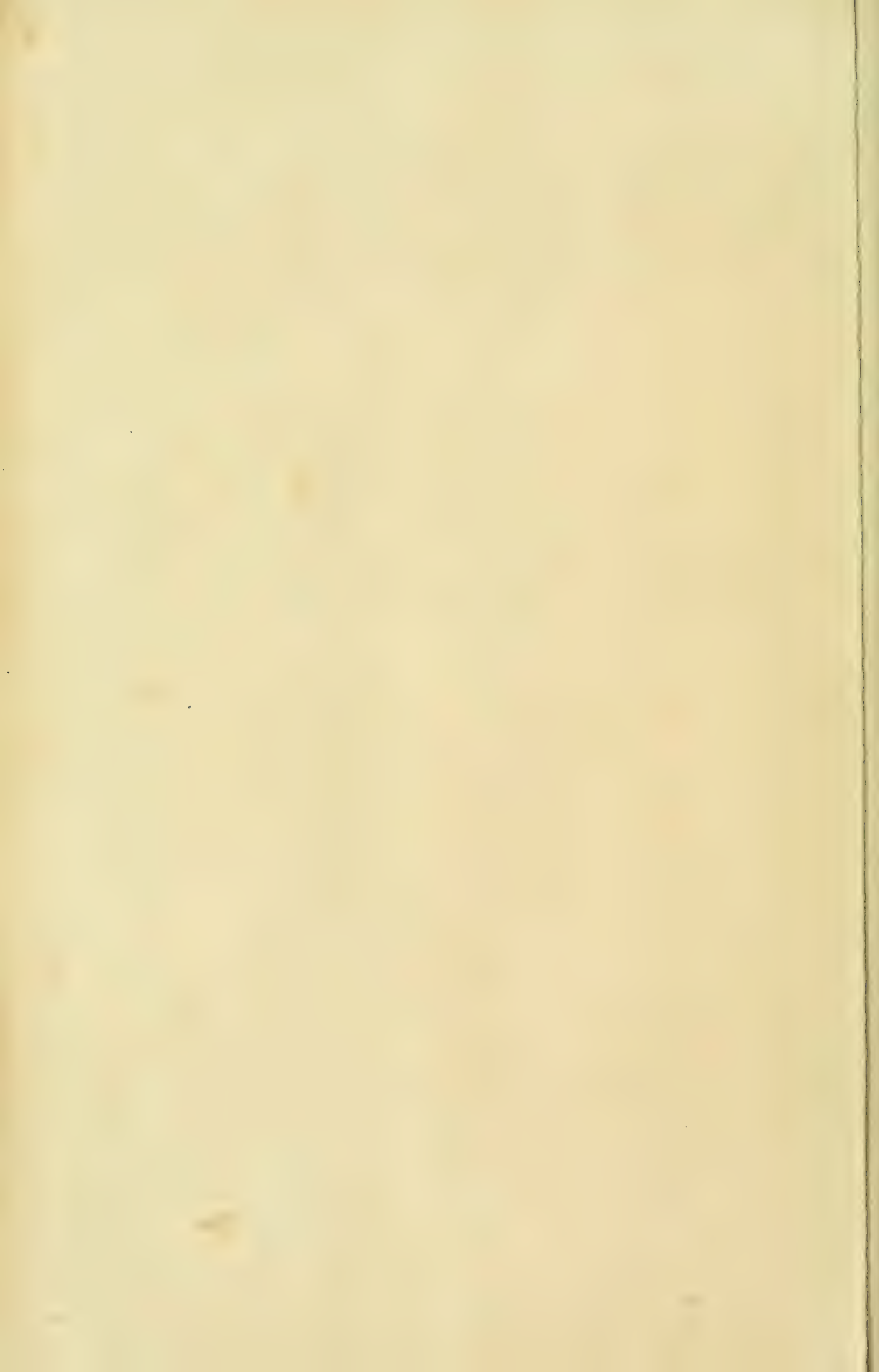



26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37

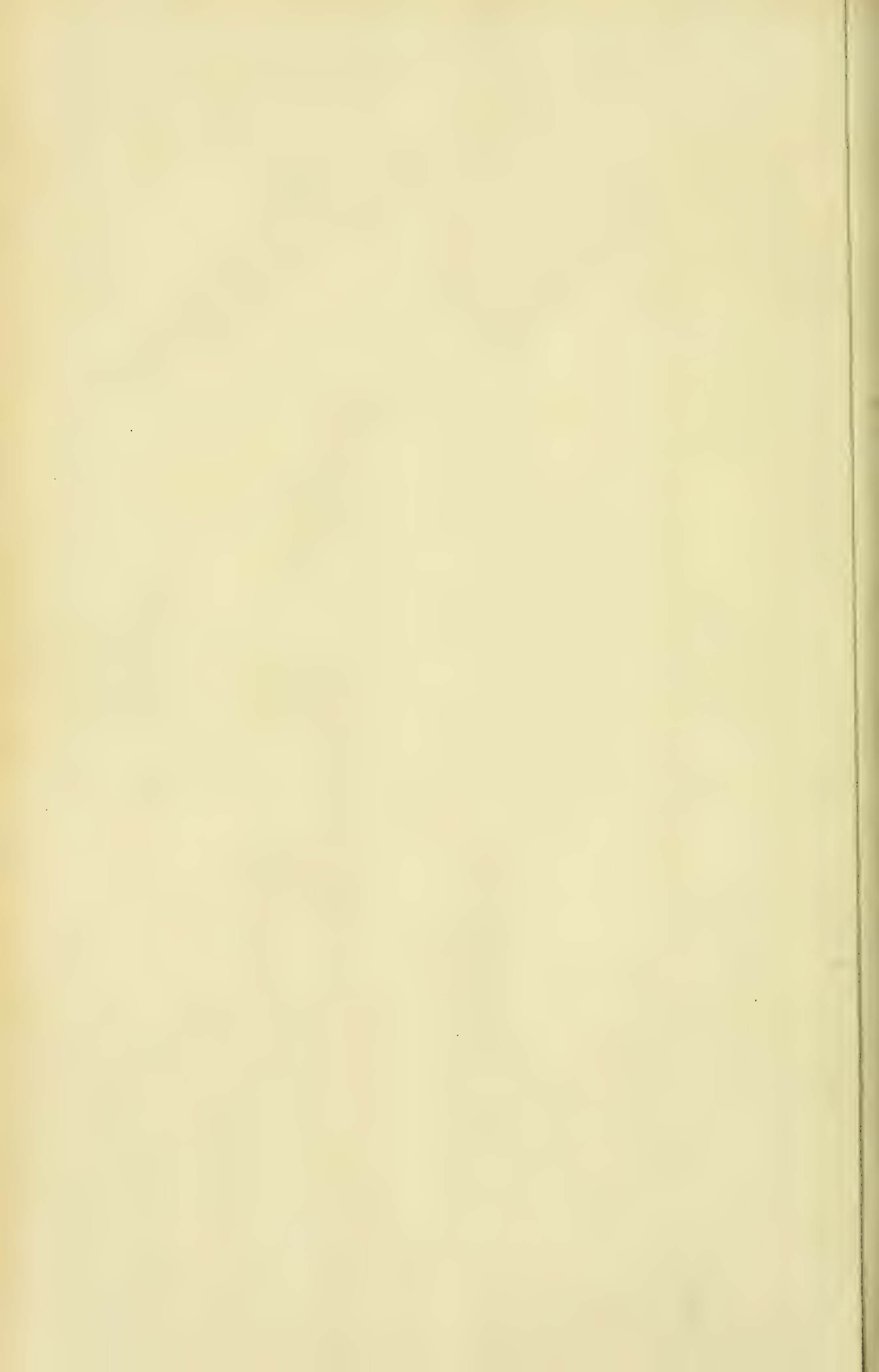




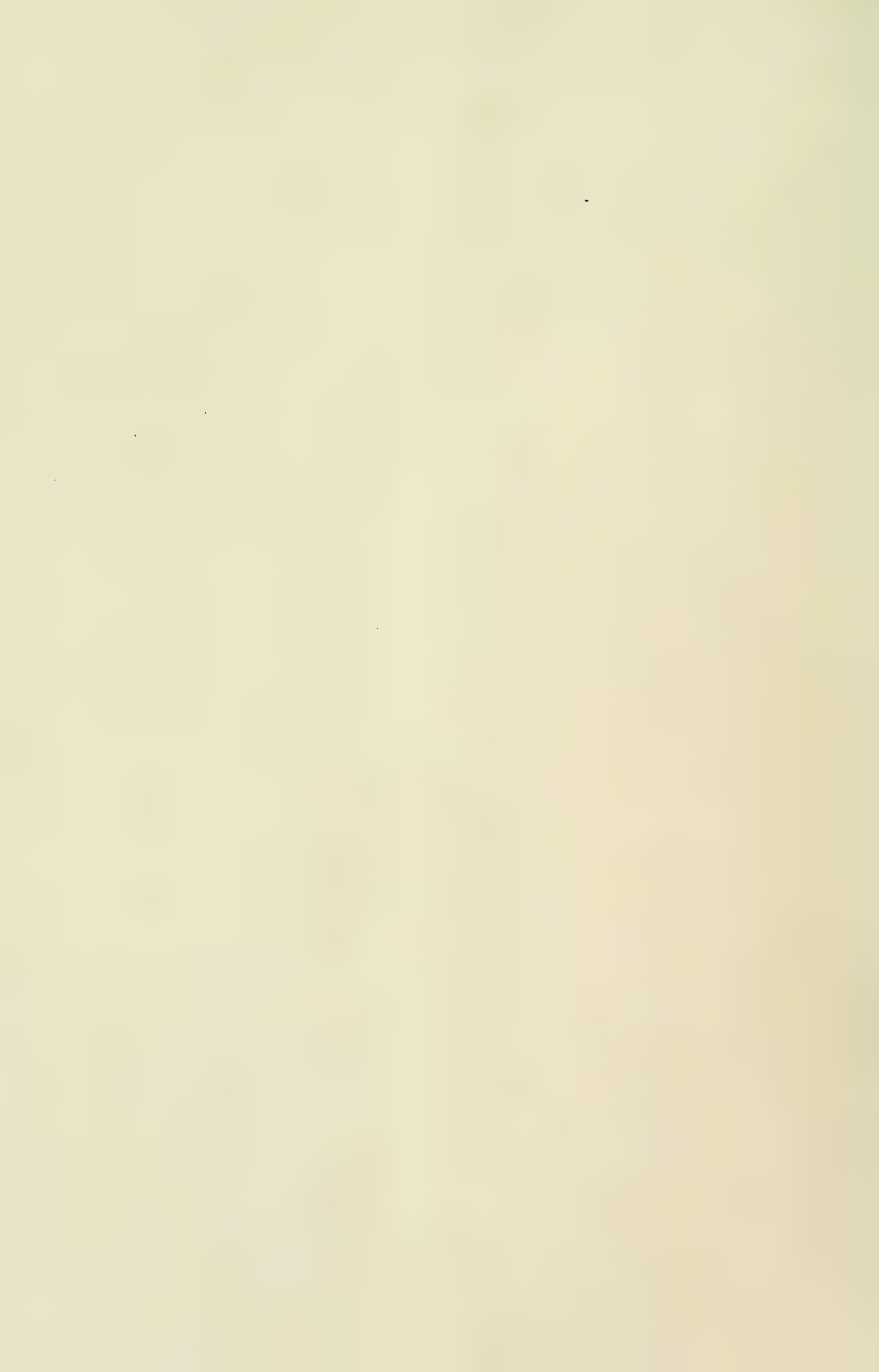








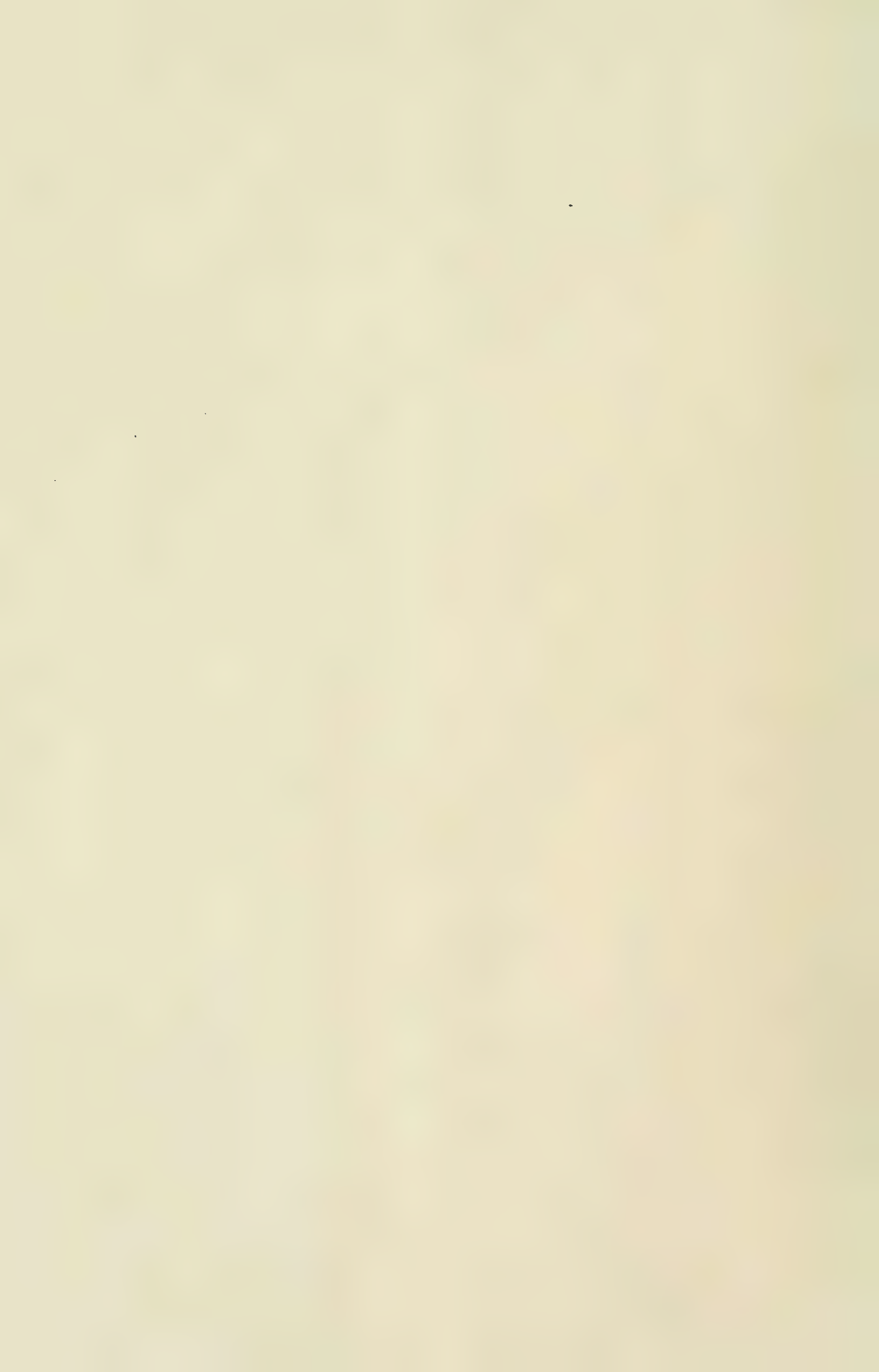












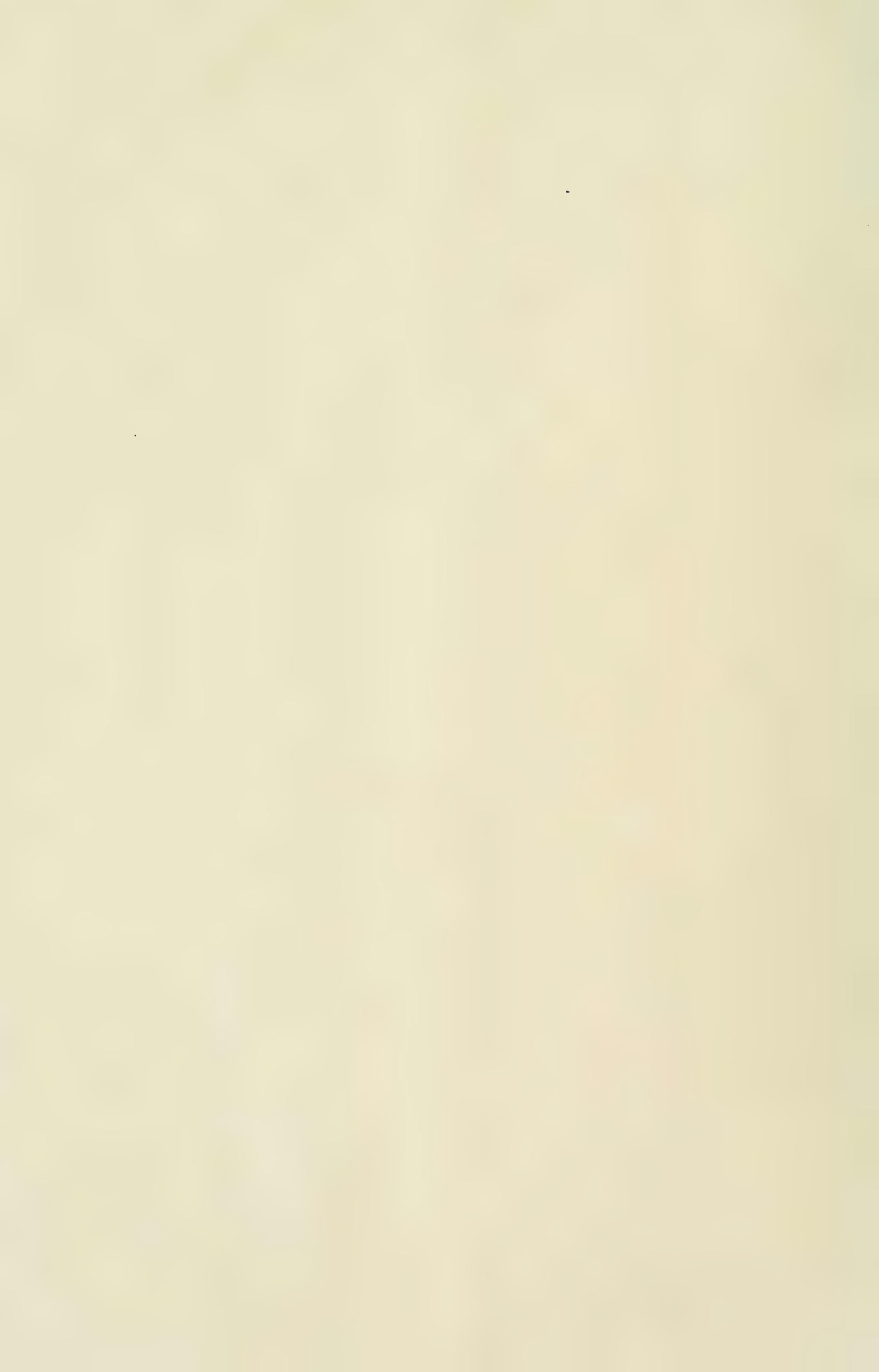

81
82
83
84
85
86
87
88
89
90
91
92
93
94
95
96
97
98
99
100
101
102
103
104
105
106
107
108
109
110
111
112

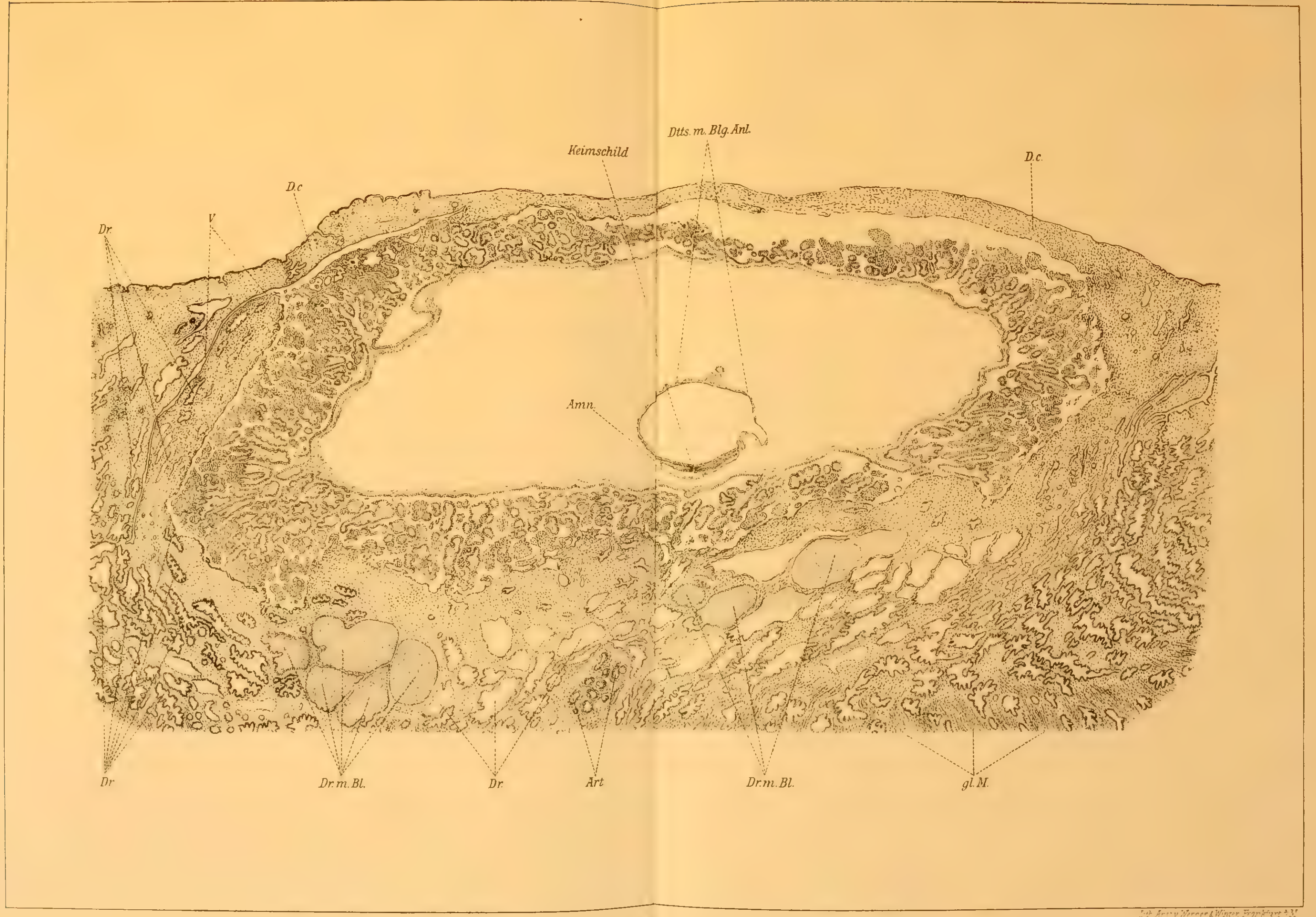



113
114
115
116
117
118
119
120
121
122
123
124
125
126
127
128
129
130
131
132
133
134
135
136
137
138
139





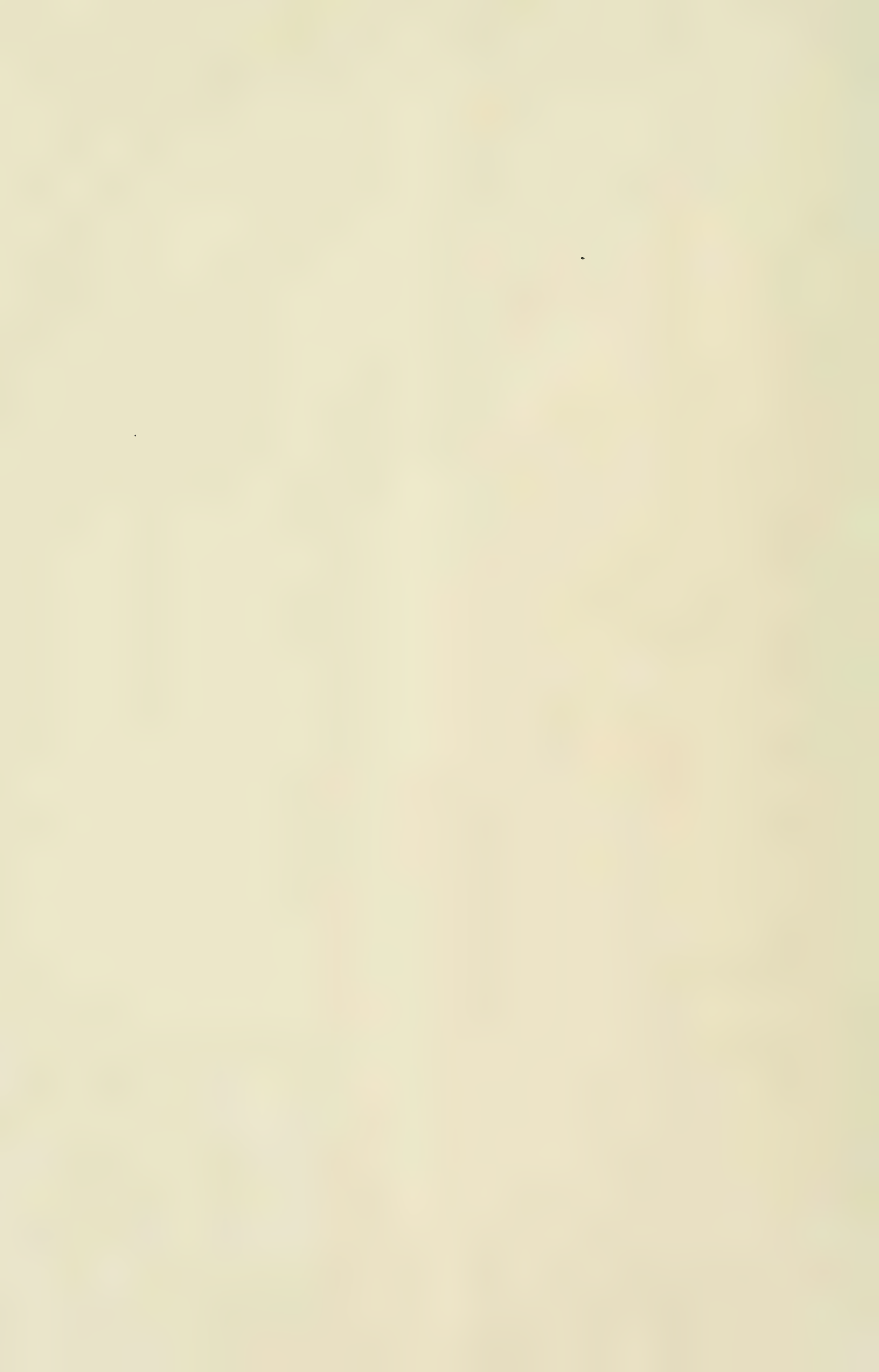


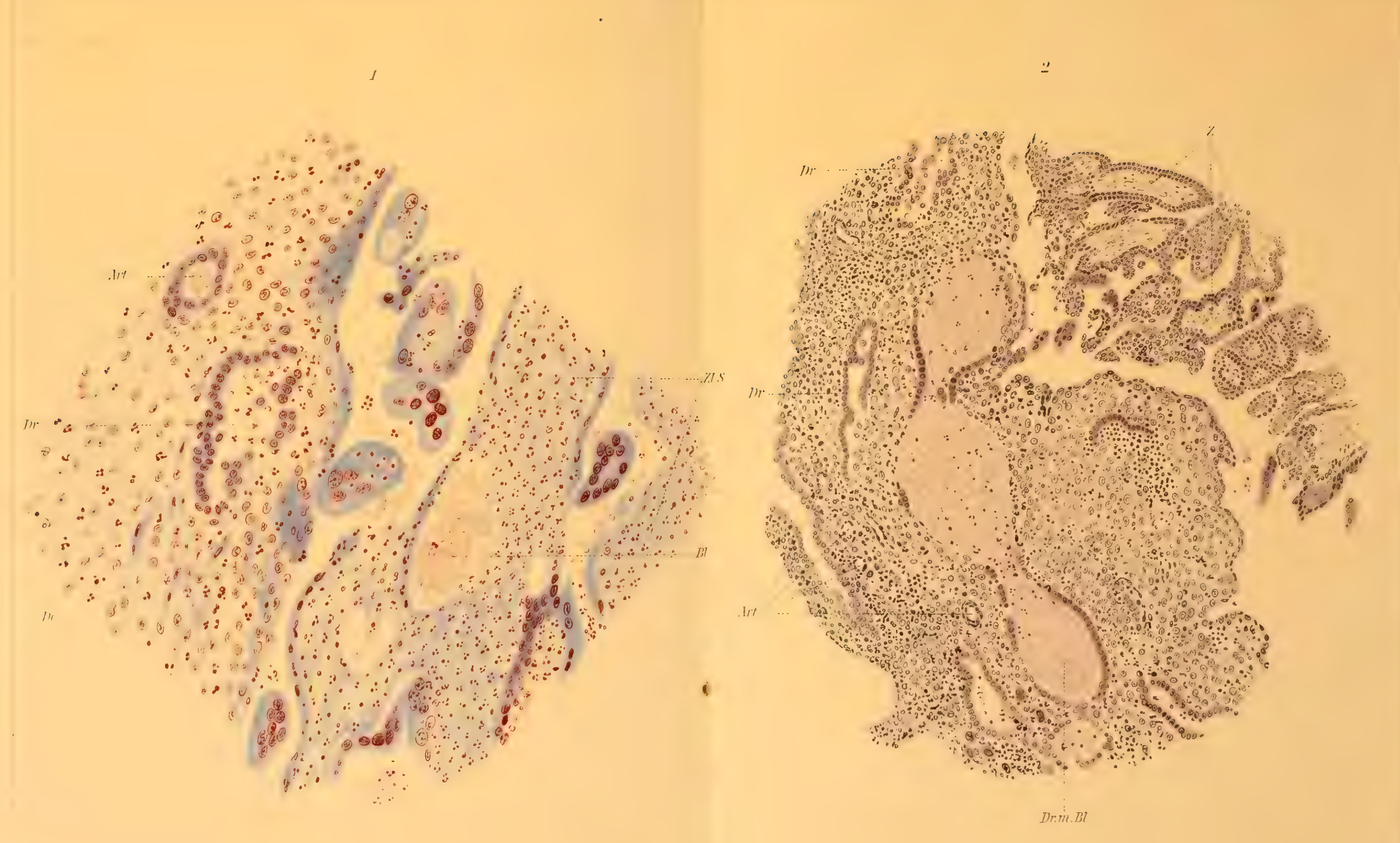


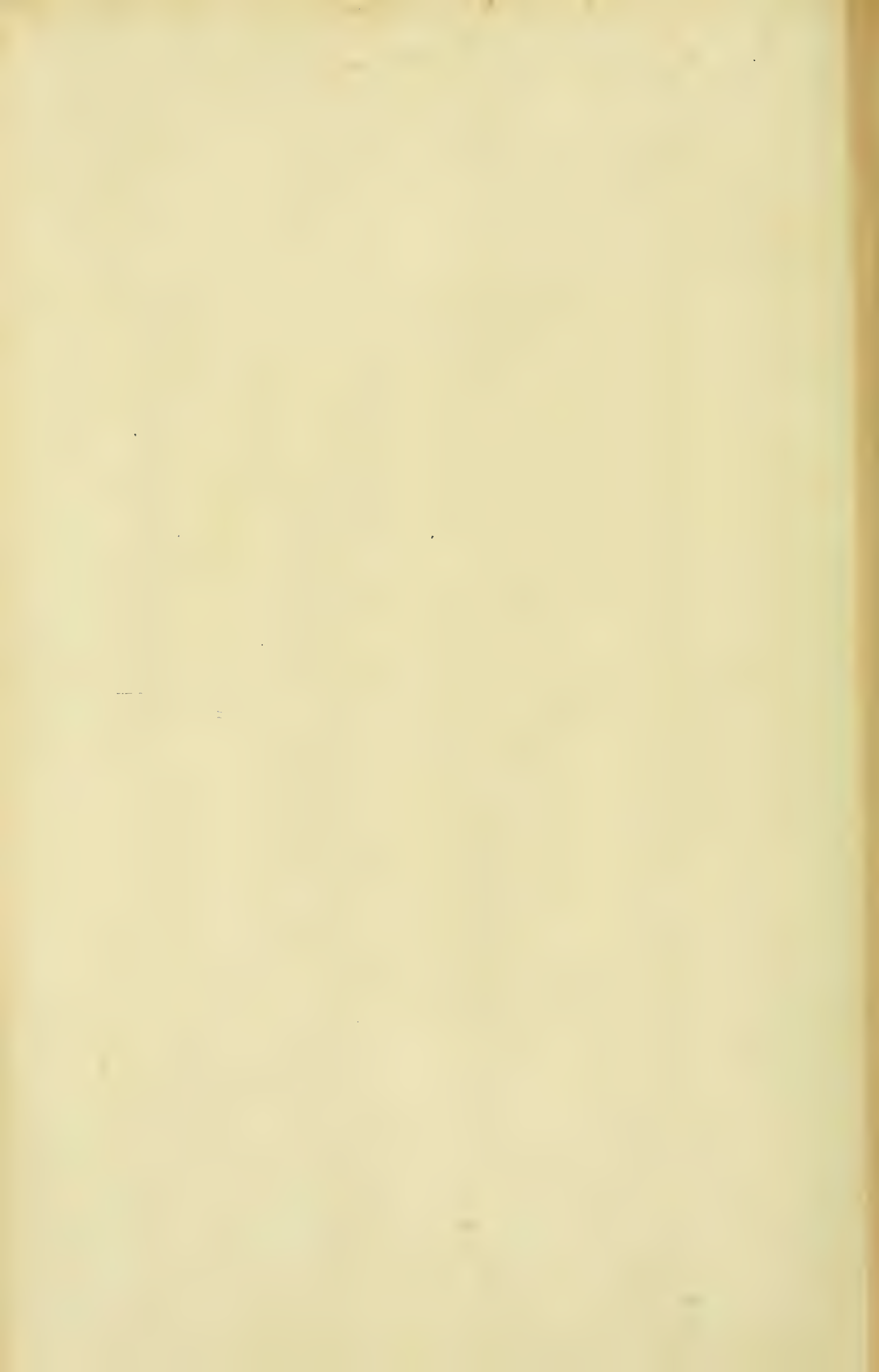
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.







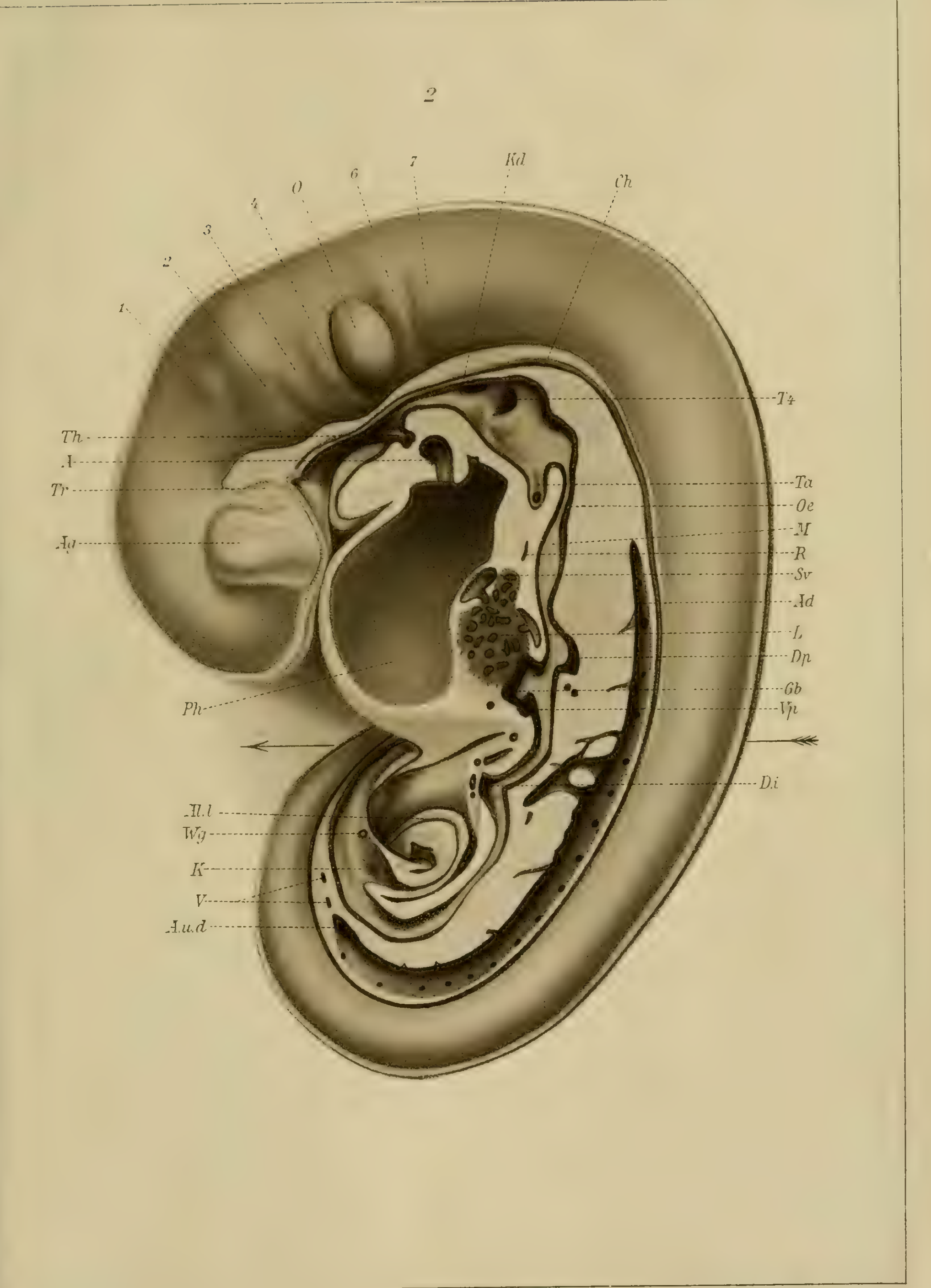

1
Art
Z.l.S
Dr
Bl
Dr
2
Z
Dr
Dr
Art
Dr.m.Bl





1

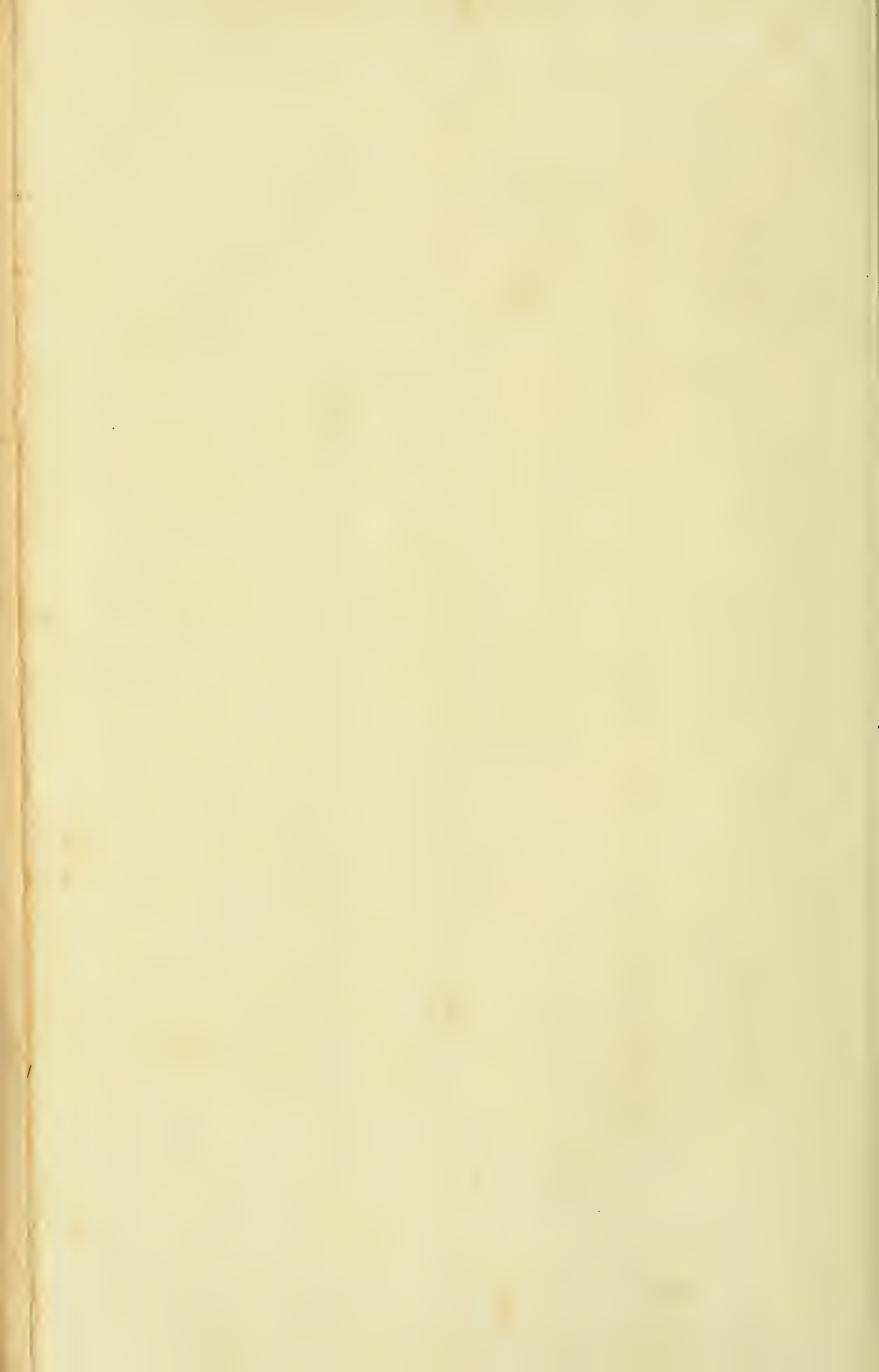




Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.









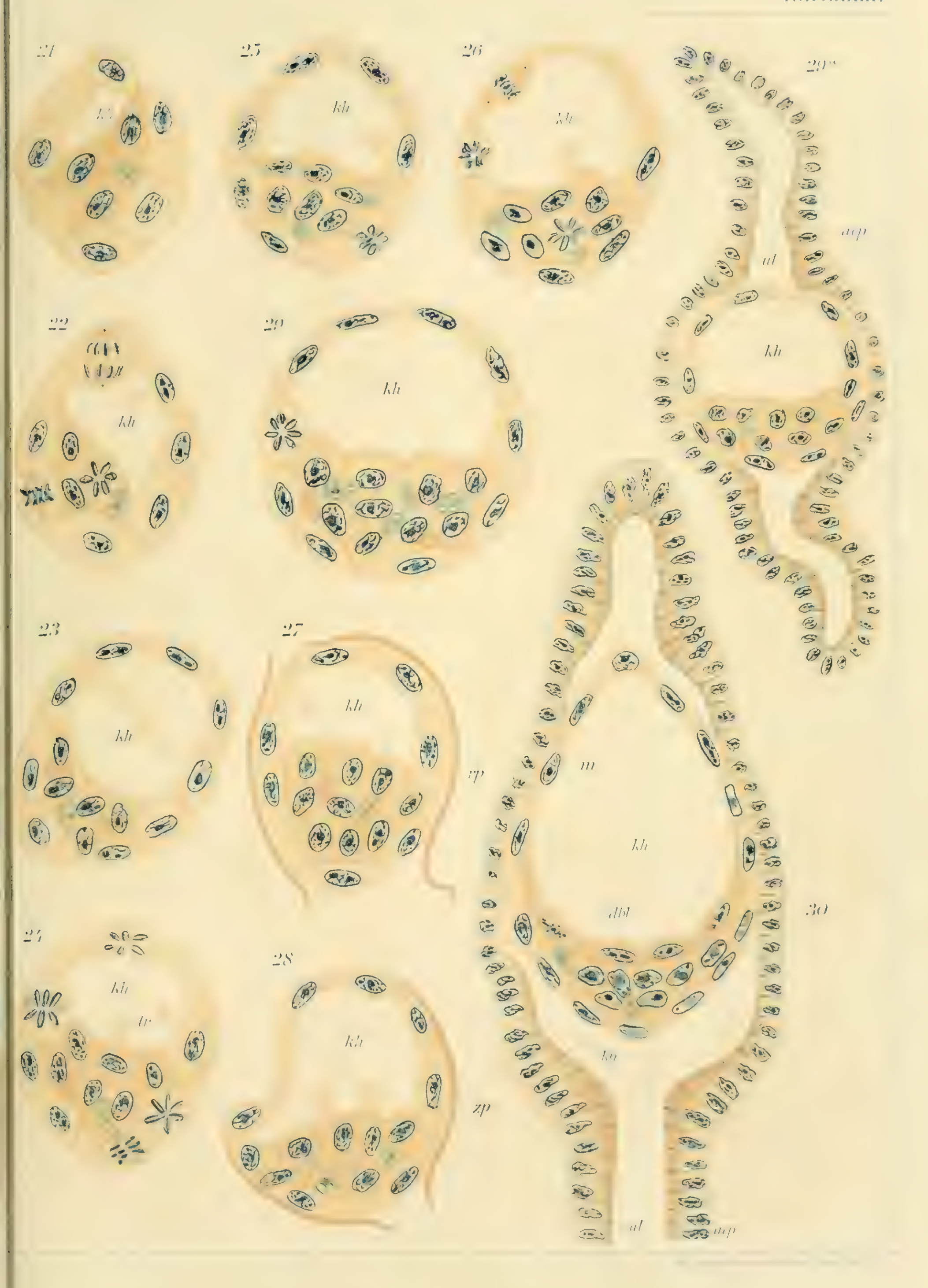






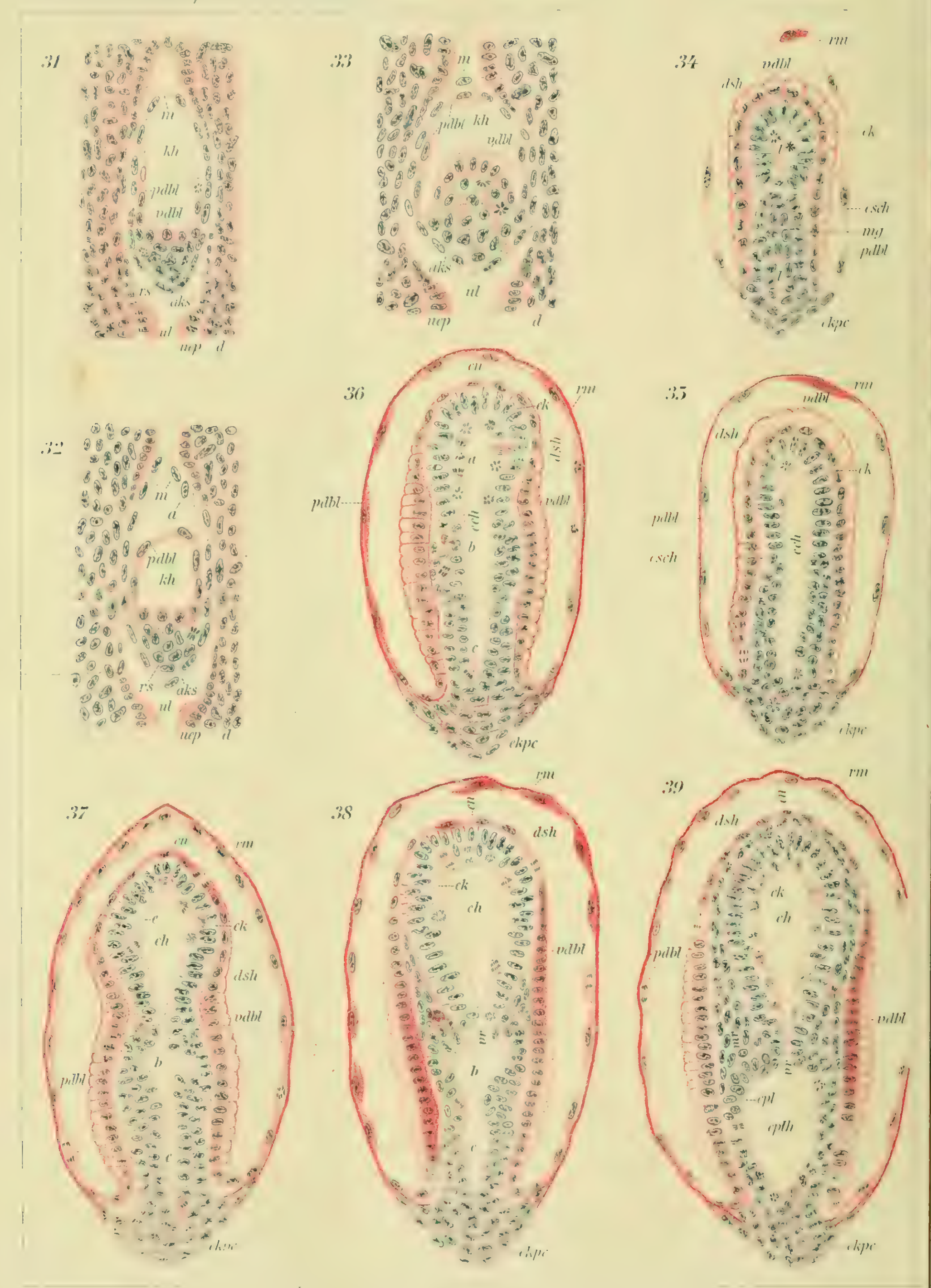


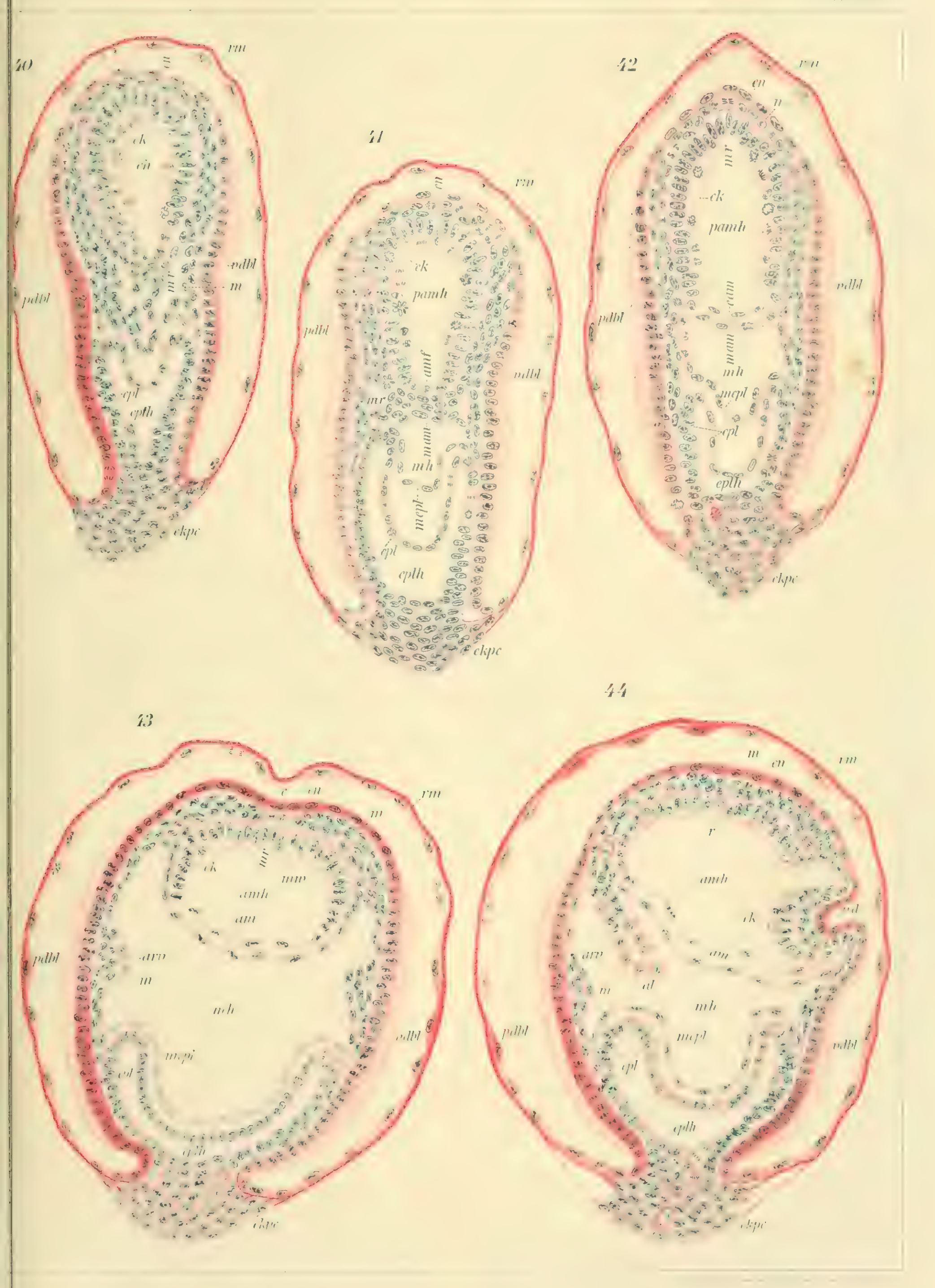
17a
17e
18a
18e
17b
18b
17f
18f
17c
18c
17g
18g
17d
18d
17h
18h
19a
20a
20b
20c

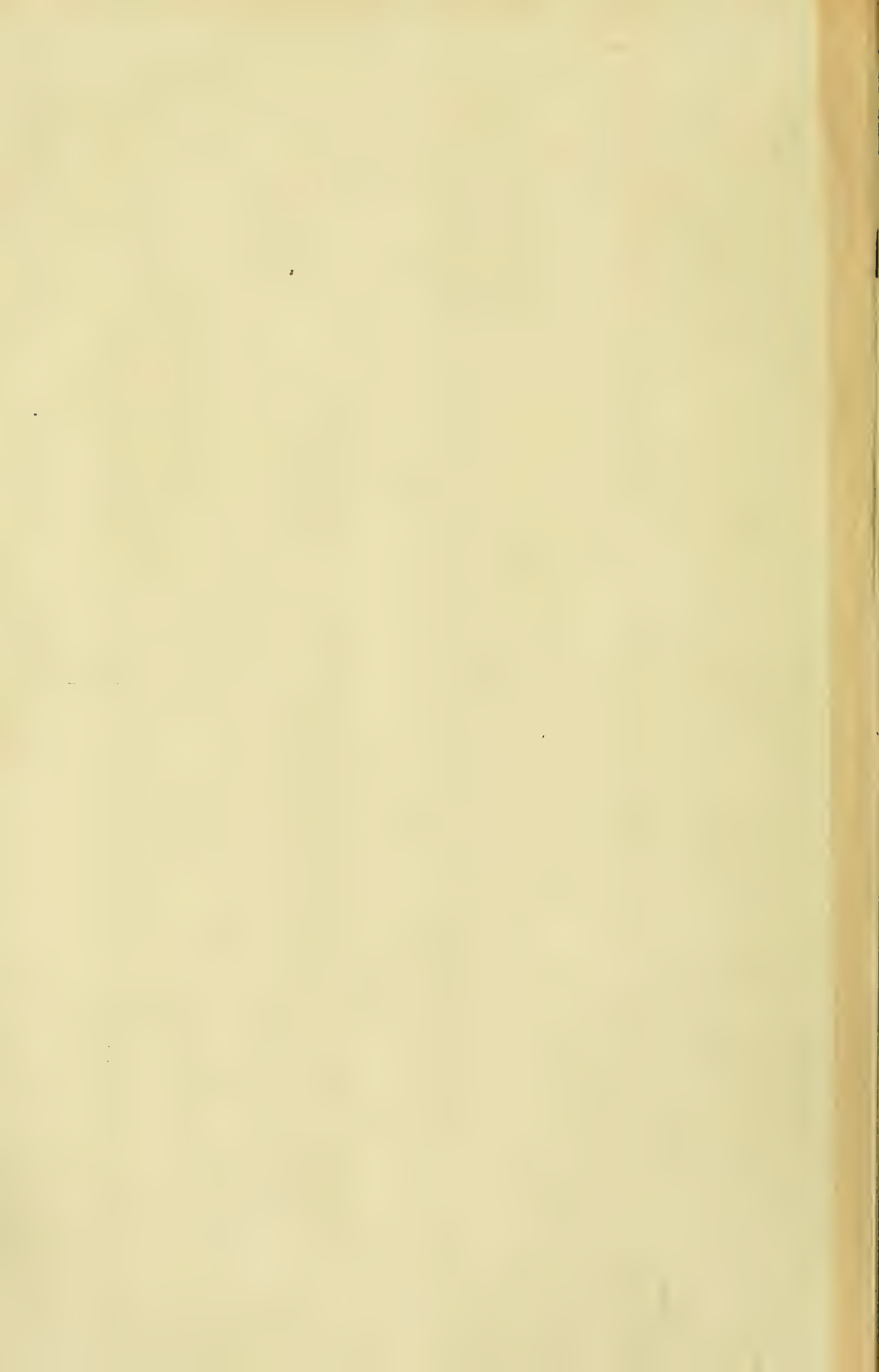


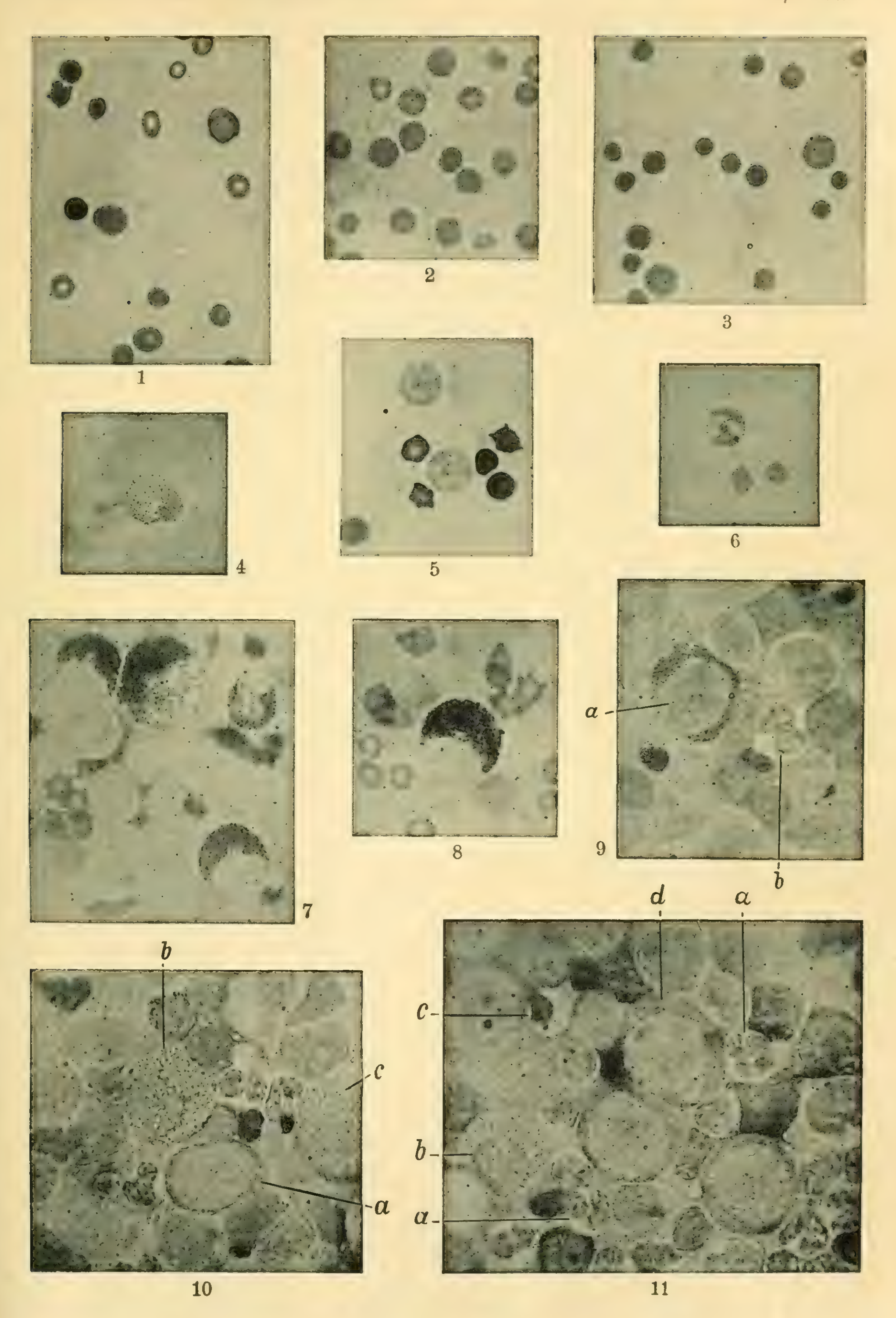





31
m
kh
pdbl
vdbl
rs
aks
ul
uep
d
33
m
pdbl
kh
vdbl
aks
ul
uep
d
34
rm
vdbl
dsh
ck
esch
mg
pdbl
ekpc
36
cn
rm
ck
dsh
pdbl
a
vdbl
ech
b
c
ekpc
35
rm
vdbl
dsh
ck
pdbl
esch
ech
ekpc
32
m
a
pdbl
kh
rs
aks
ul
uep
d
37
cn
rm
e
ck
ch
dsh
vdbl
b
pdbl
c
ekpc
38
rm
dsh
ck
ch
vdbl
b
c
ekpc
39
rm
dsh
ck
ch
pdbl
vdbl
epl
epth
ekpc


40
41
42
43
44
rm
ek
en
m
pdbl
mr
cpl
cplh
ekpc
pamh
mepl
mh
pdbl
r
amh
am
al

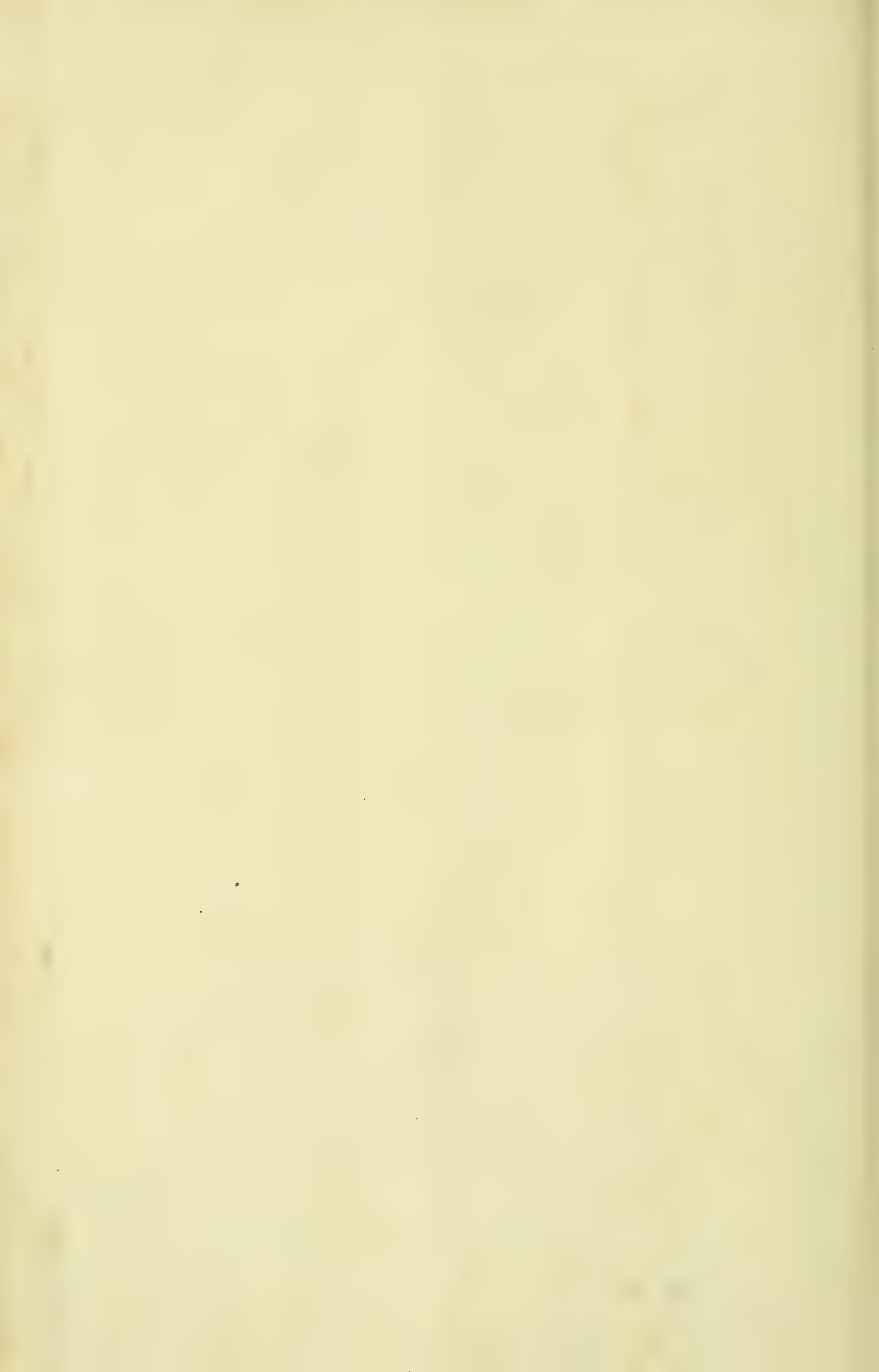




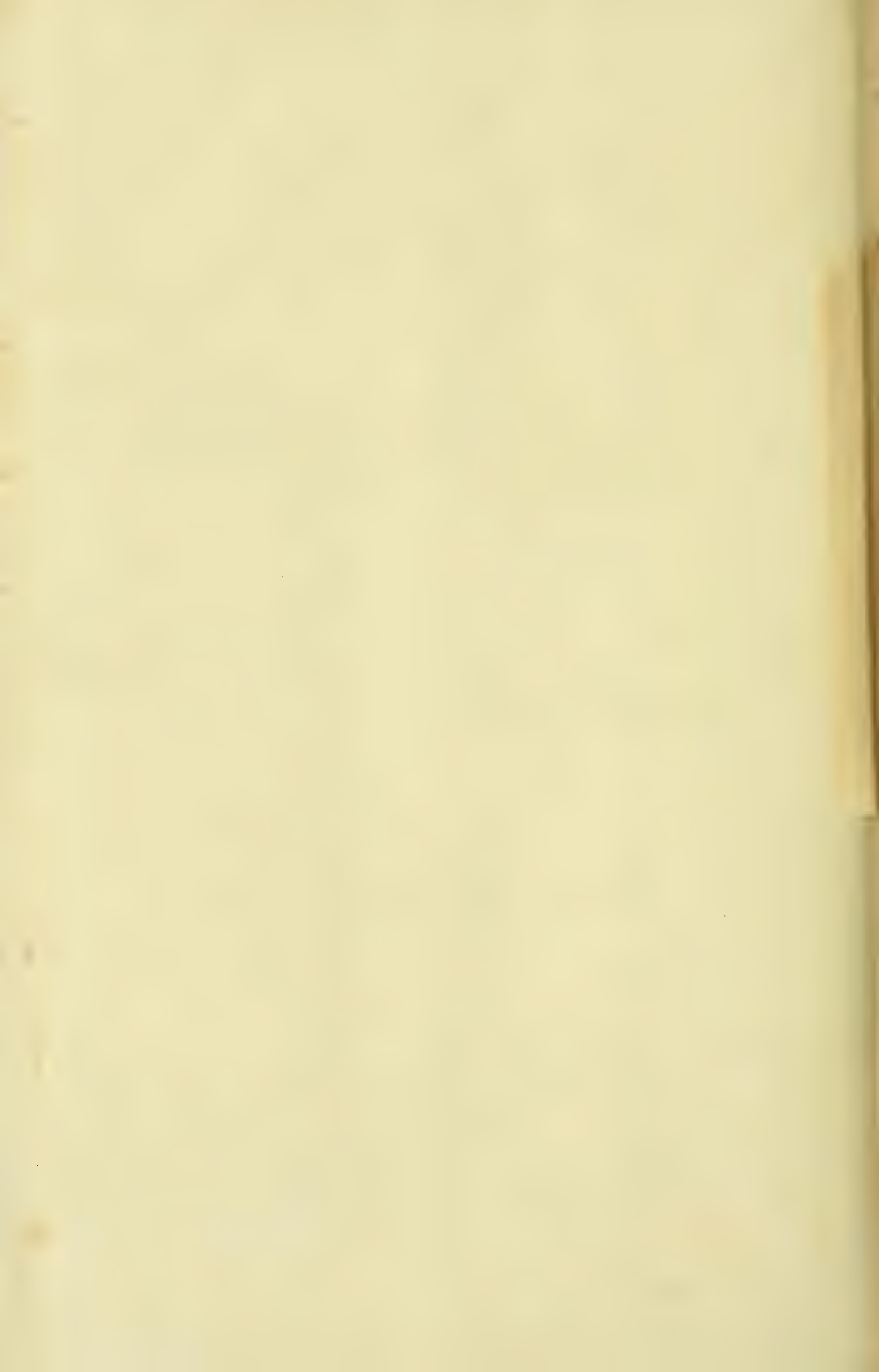
Lichtdruck Kühl & Co., Frankfurt a. M.



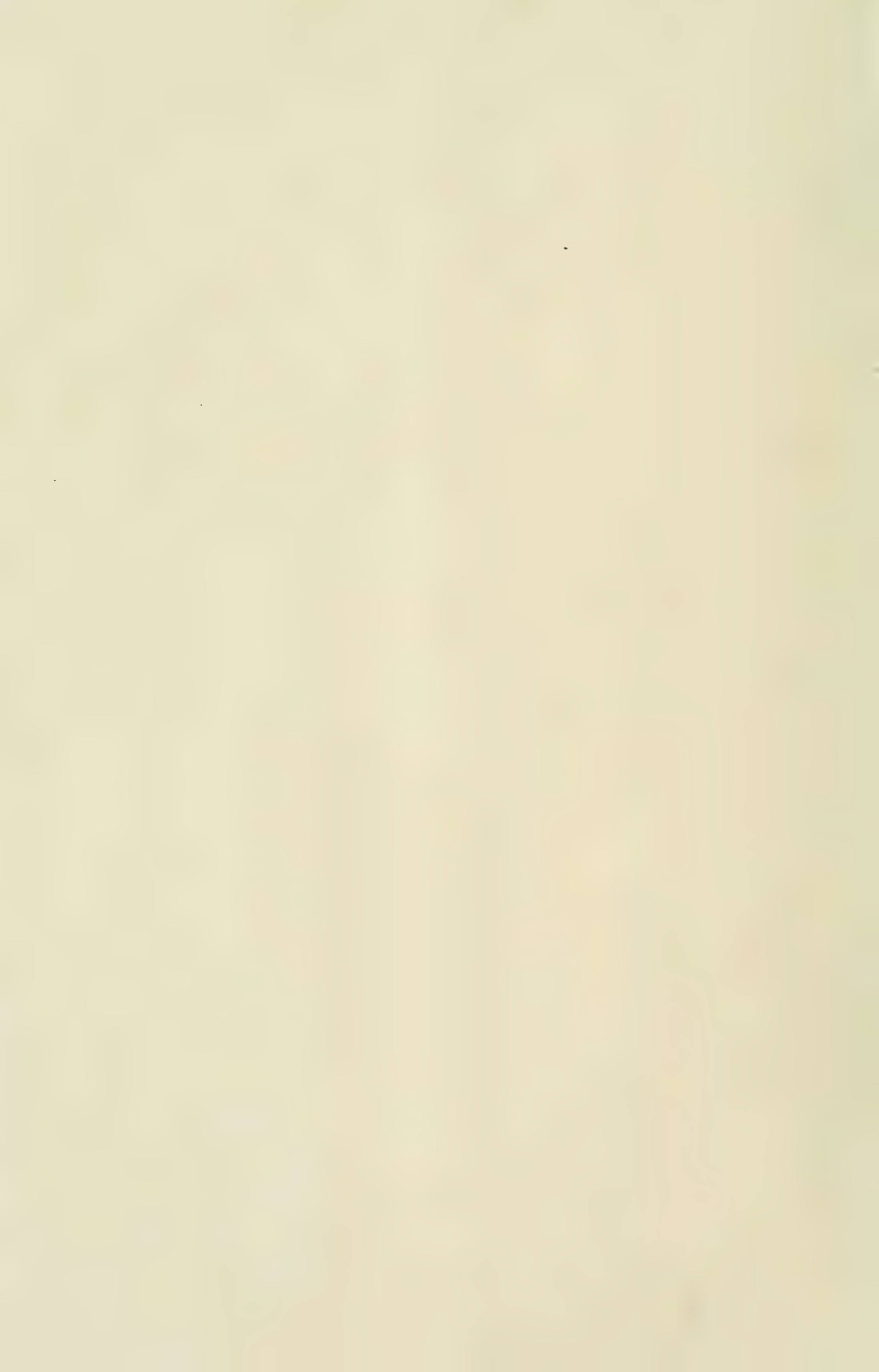


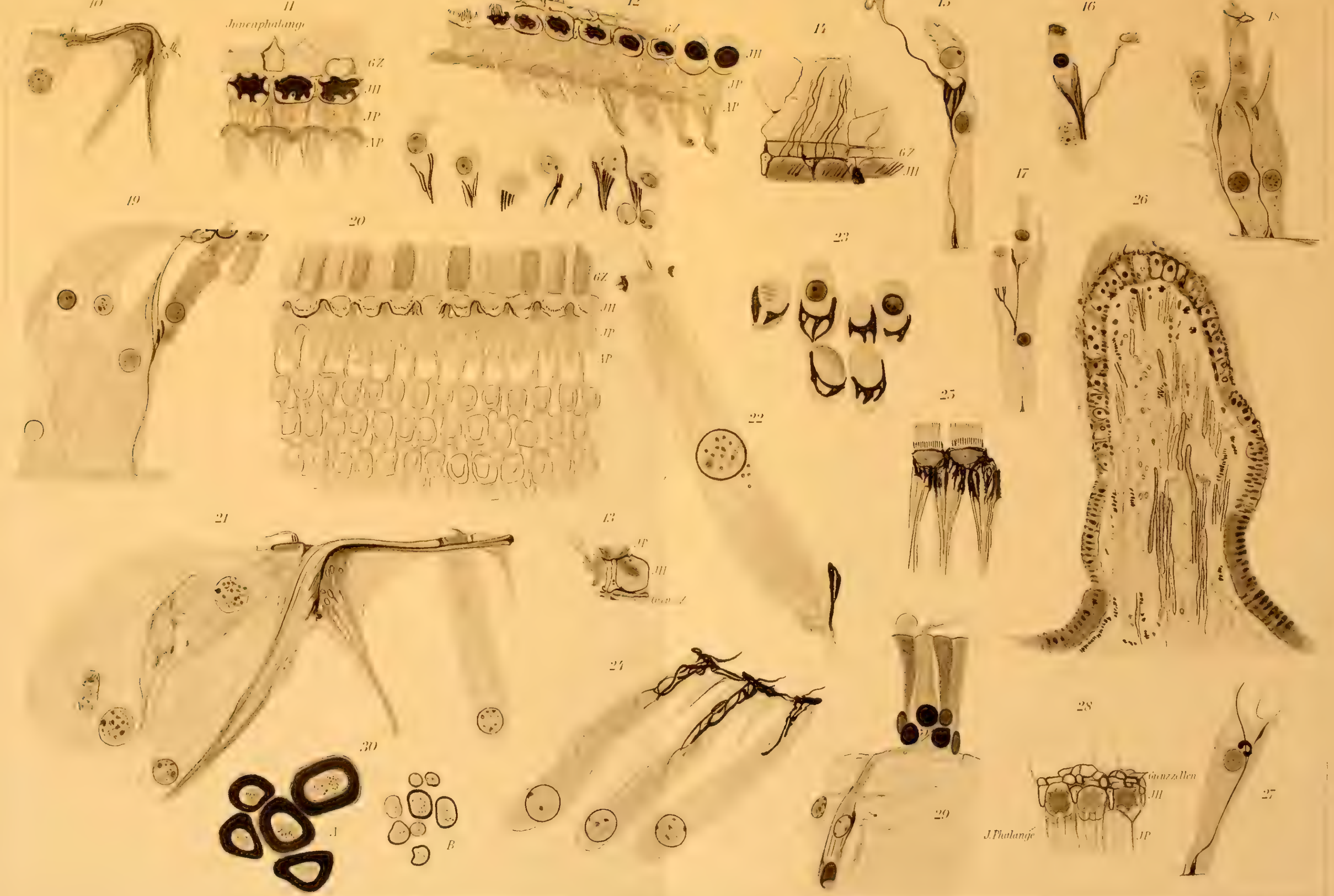


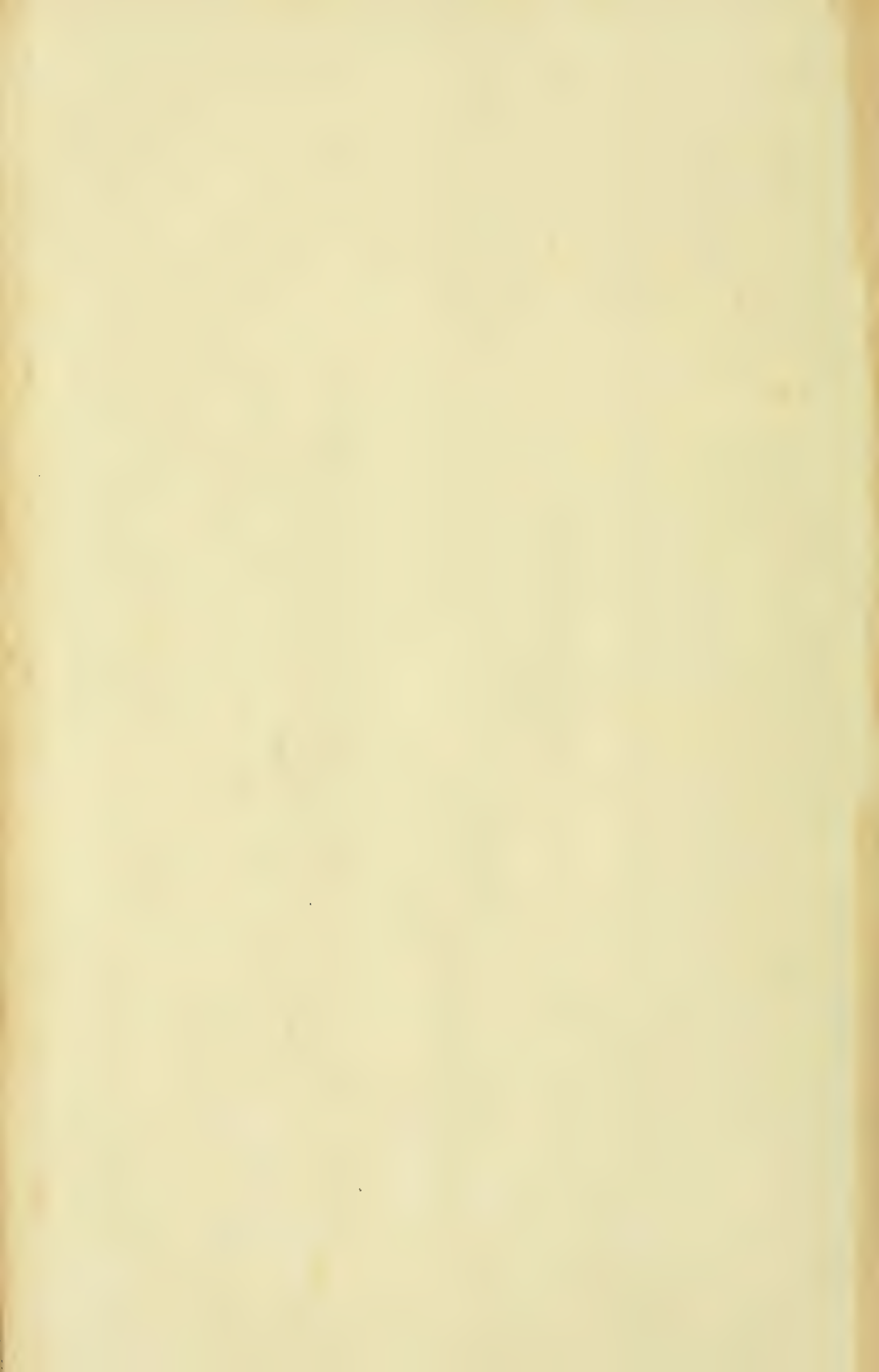

1
9
Grenzzell.
2
3
4
5
6
7
8

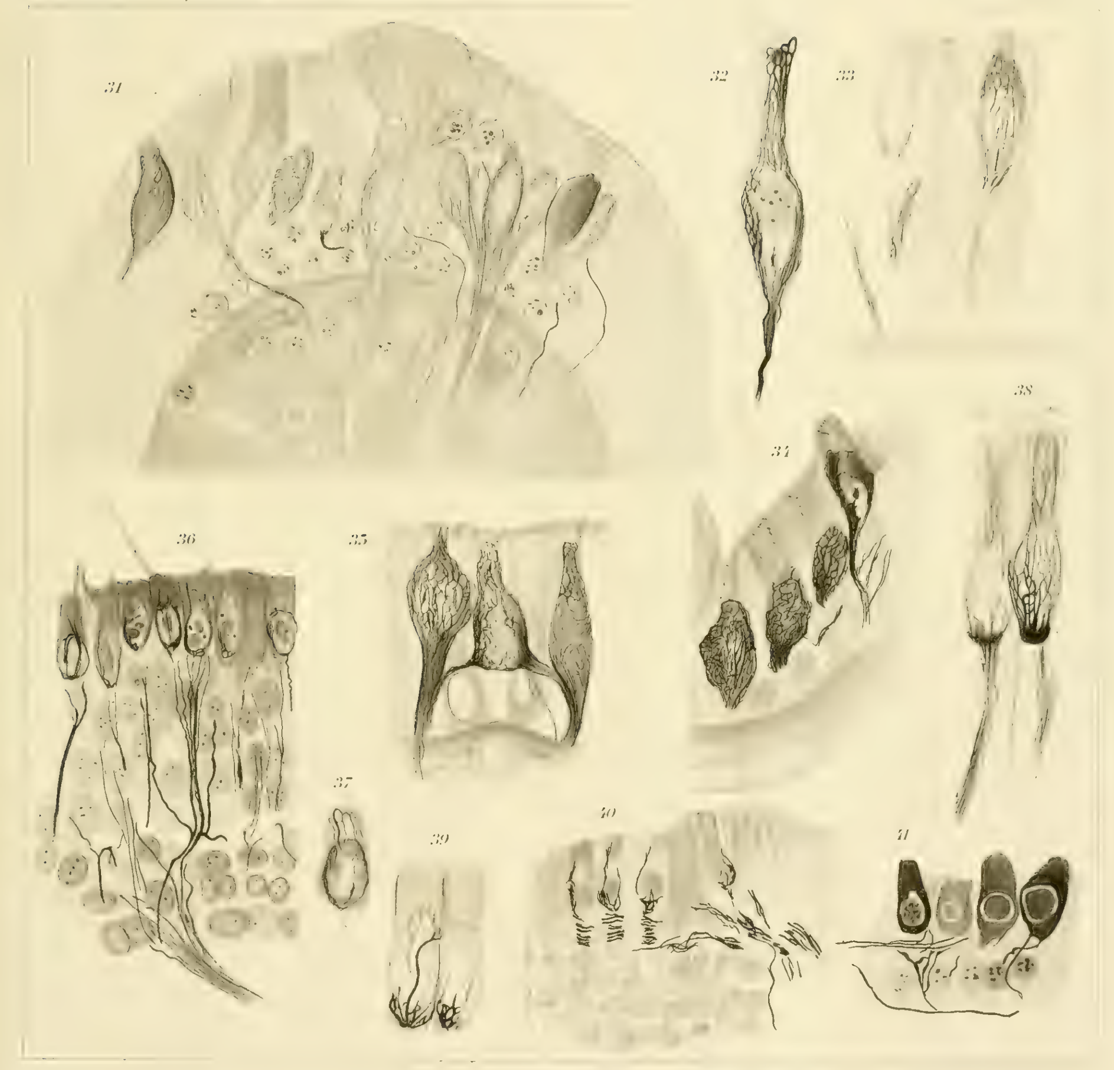


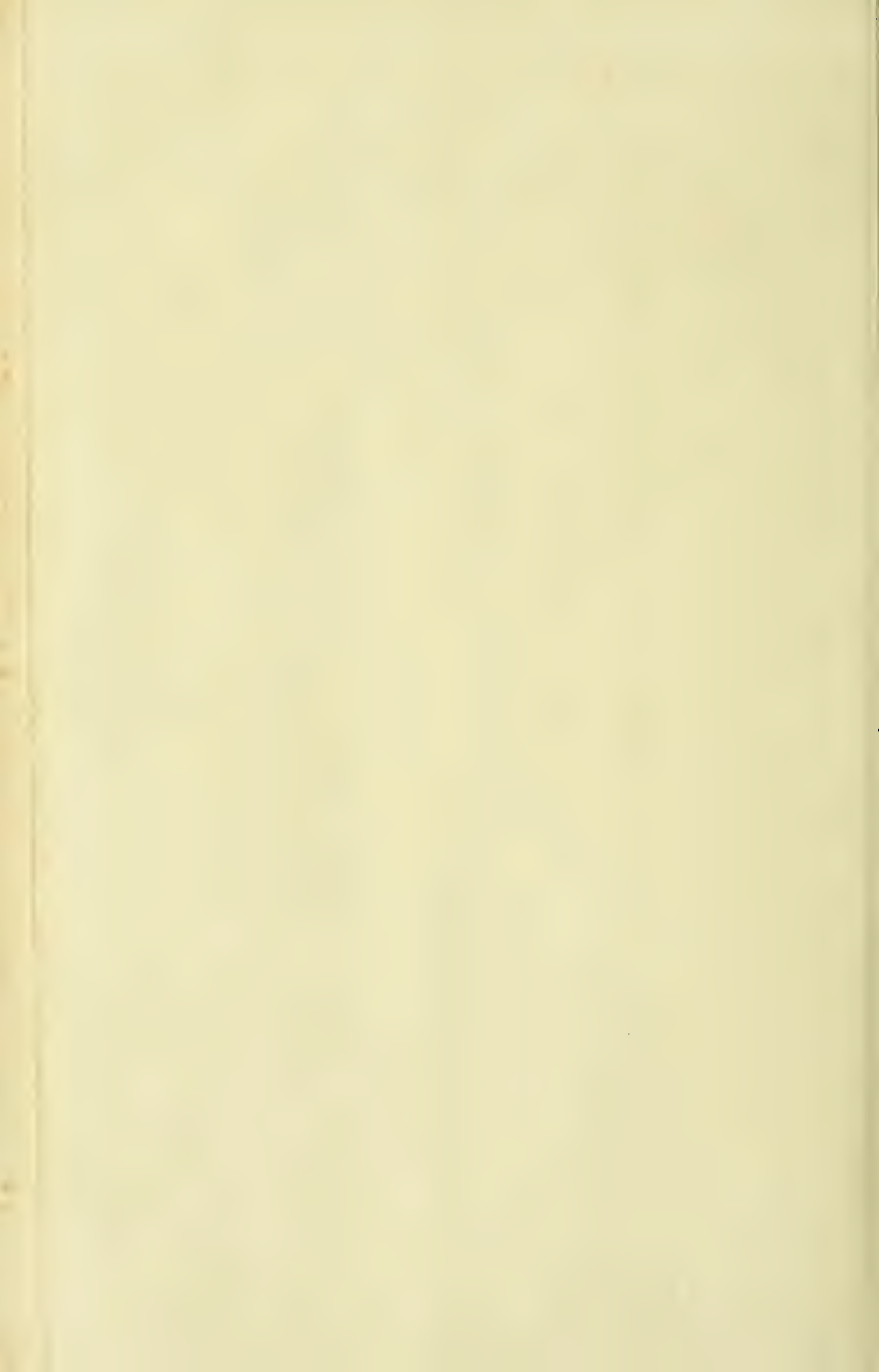




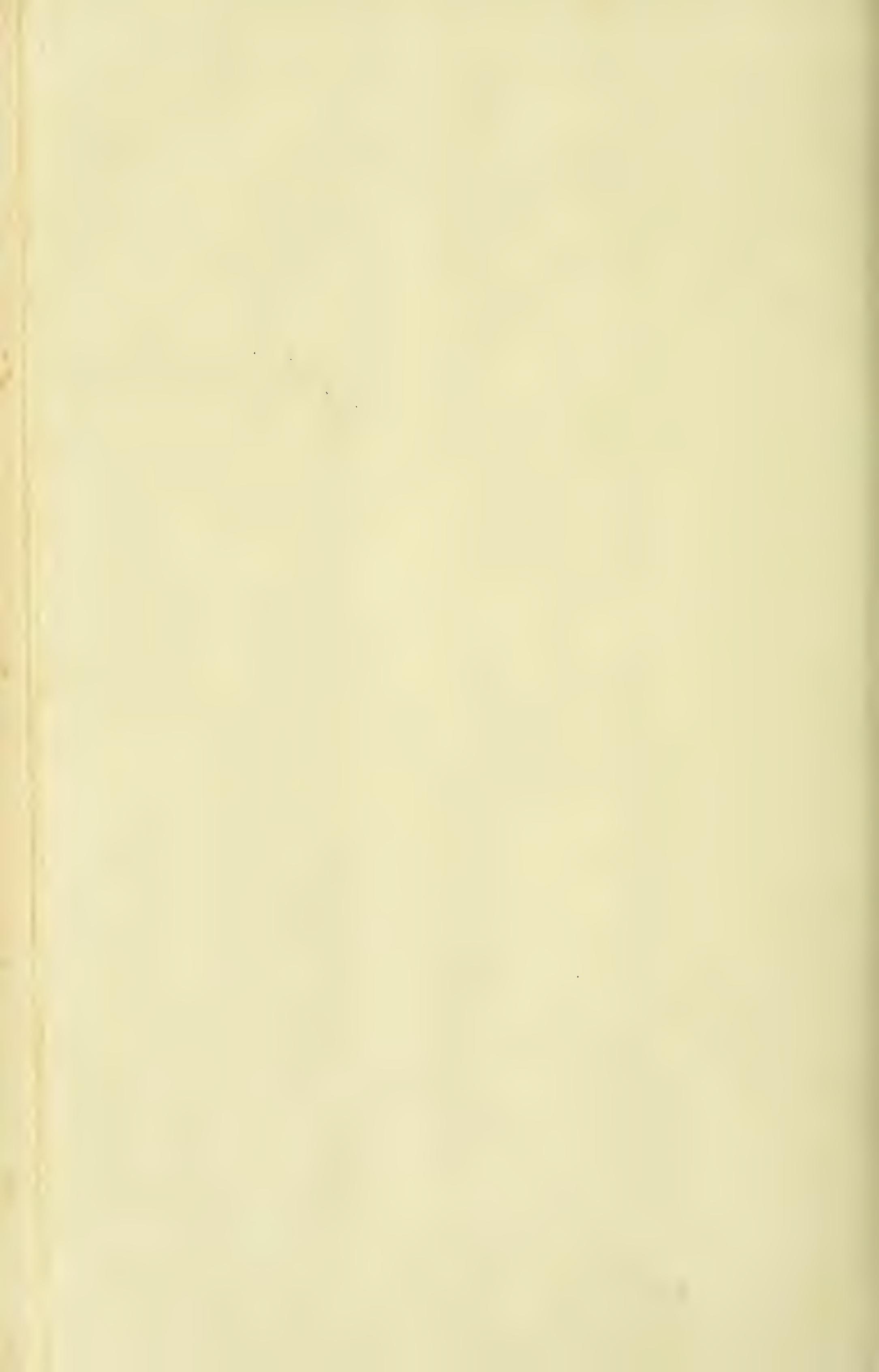

10
11
Innenphalange
GZ
JH
JP
AP
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
Grenzzellen
J. Phalange
29
30
A
B



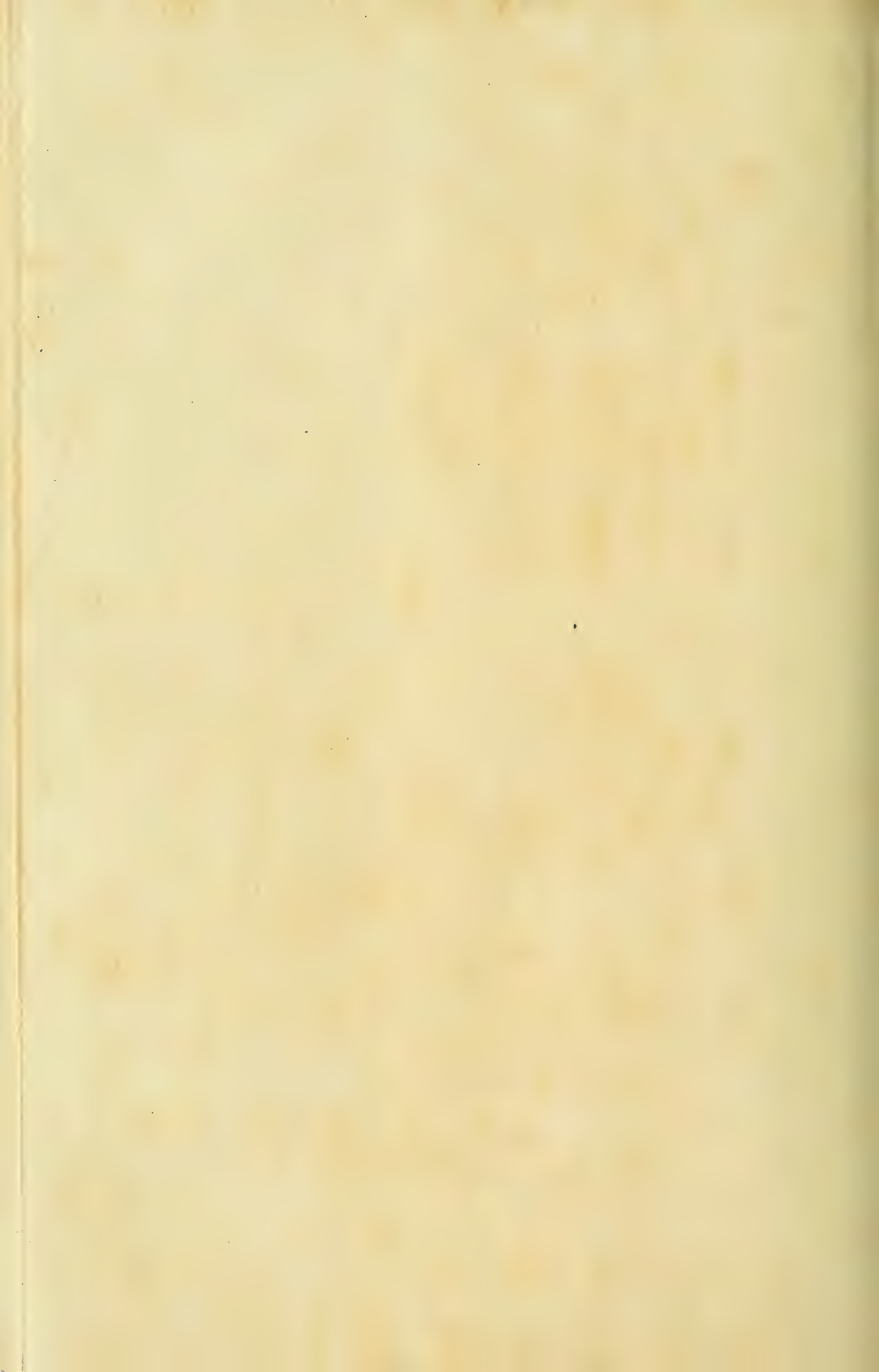

31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41

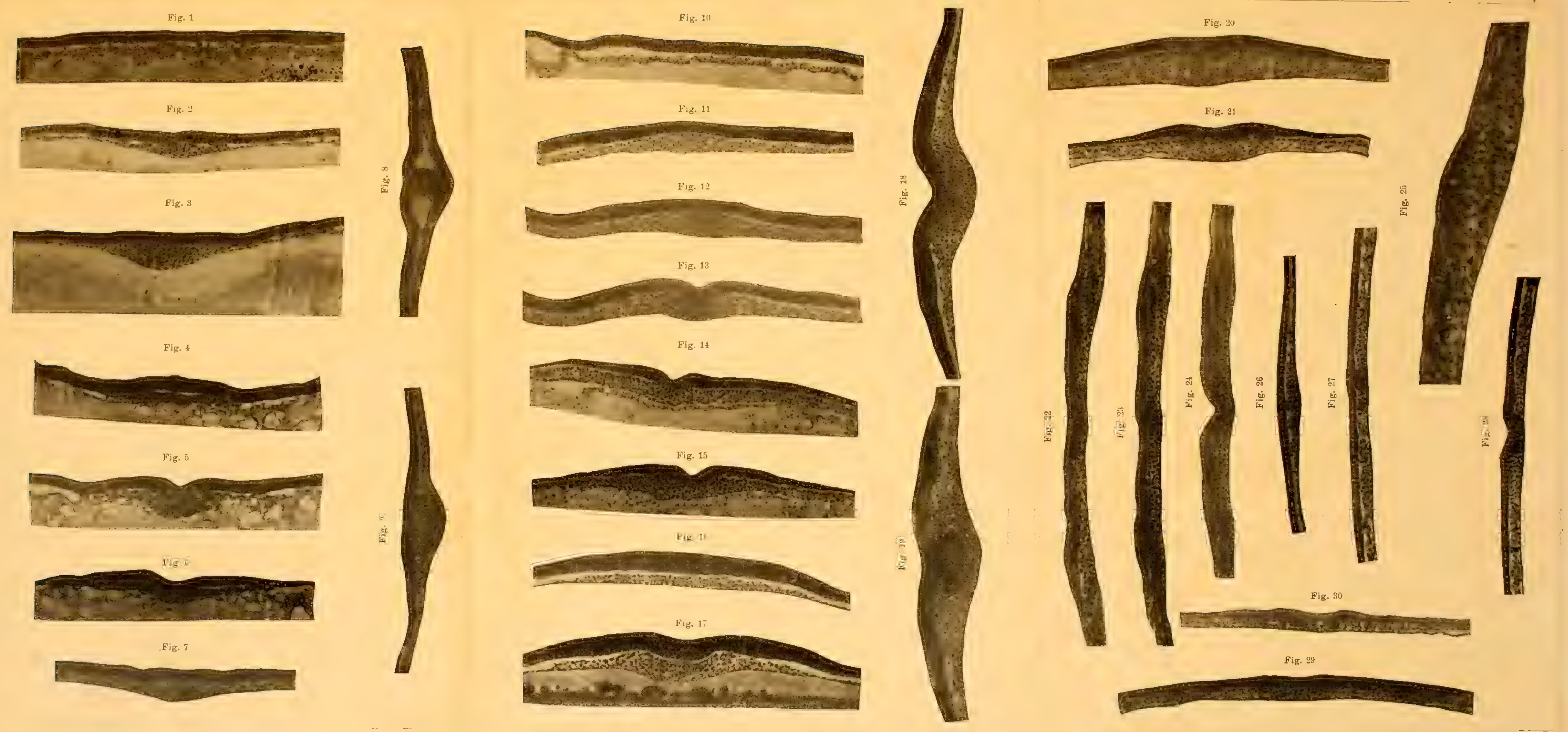



44
43
42
47
46
49
45
48
50

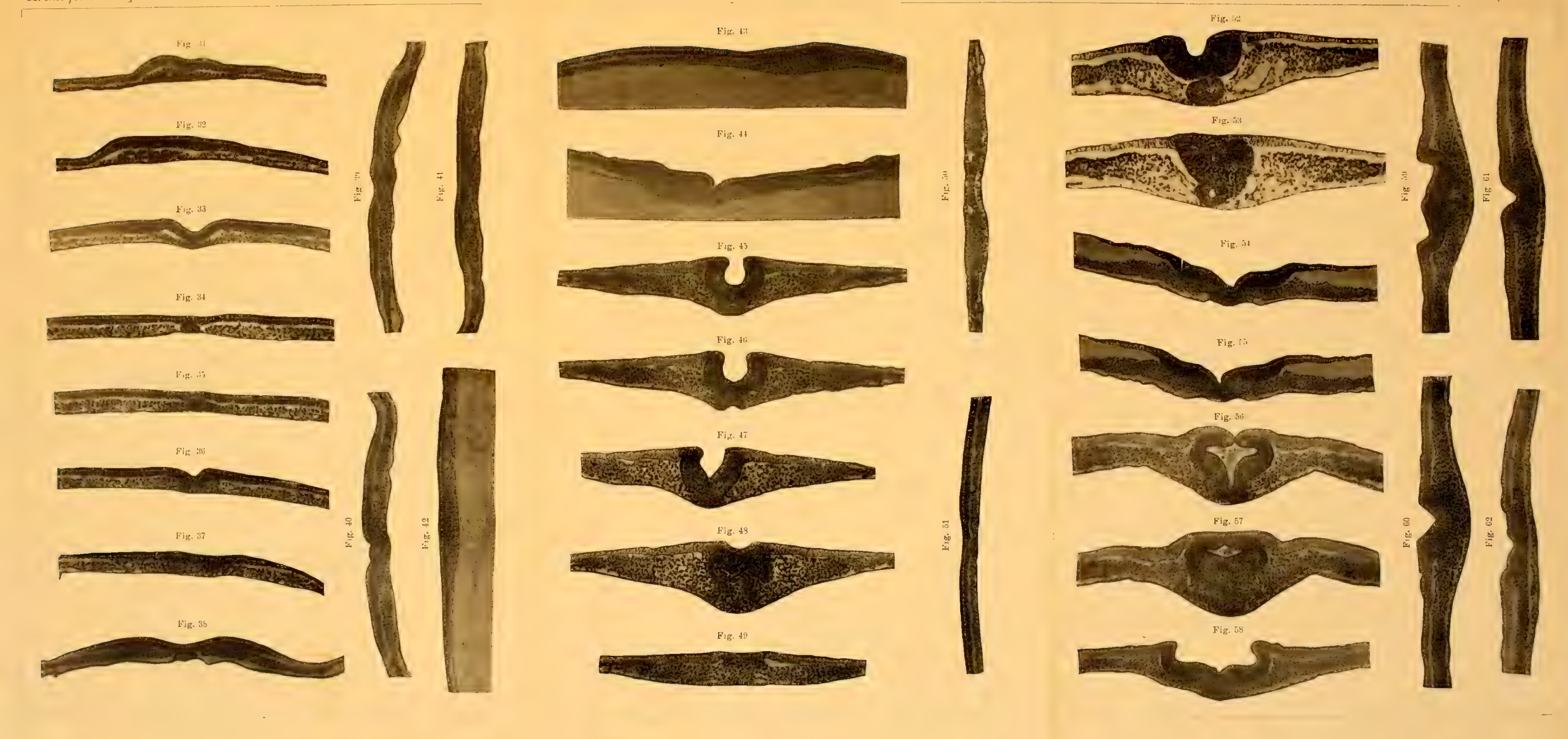







Fig. 1
Fig. 2
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 5
Fig. 6
Fig. 7
Fig. 8
Fig. 9
Fig. 10
Fig. 11
Fig. 12
Fig. 13
Fig. 14
Fig. 15
Fig. 16
Fig. 17
Fig. 18
Fig. 19
Fig. 20
Fig. 21
Fig. 22
Fig. 23
Fig. 24
Fig. 25
Fig. 26
Fig. 27
Fig. 28
Fig. 29
Fig. 30




Fig. 31
Fig. 32
Fig. 33
Fig. 34
Fig. 35
Fig. 36
Fig. 37
Fig. 38
Fig. 39
Fig. 40
Fig. 41
Fig. 42
Fig. 43
Fig. 44
Fig. 45
Fig. 46
Fig. 47
Fig. 48
Fig. 49
Fig. 50
Fig. 51
Fig. 52
Fig. 53
Fig. 54
Fig. 55
Fig. 56
Fig. 57
Fig. 58
Fig. 59
Fig. 60
Fig. 61
Fig. 62





